

OAK ST. D.

THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS
LIBRARY

570.5

BU

v. 53-54

NATURAL
HISTORY

BIOLOGY

Return this book on or before the
Latest Date stamped below. A
charge is made on all overdue
books.

U. of I. Library

DEC 2 1939

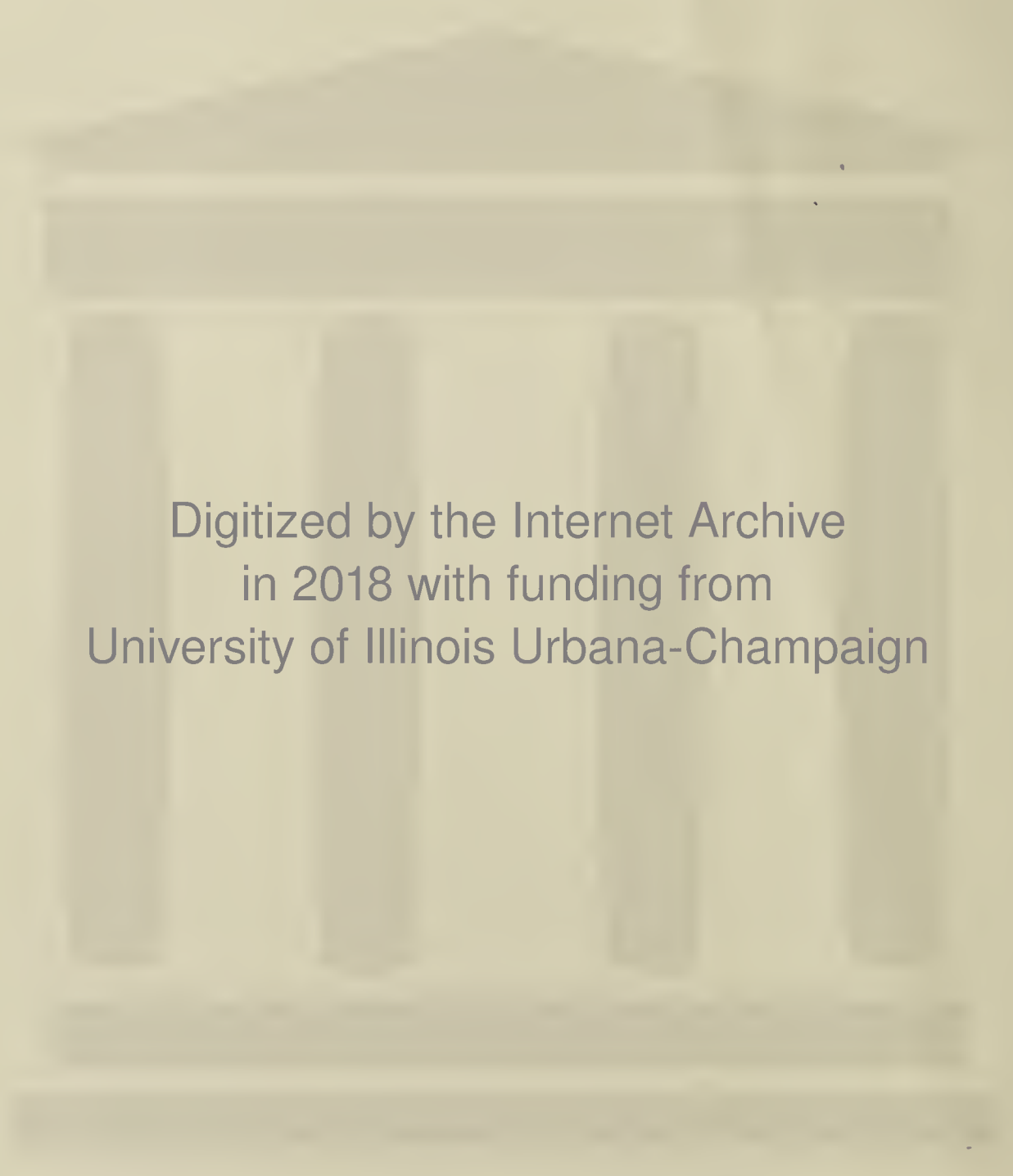
SEP 9 1940

APR 11 1949

OCT 27 1966

~~JUN 12 1967~~

14685-S



Digitized by the Internet Archive
in 2018 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LIII

1919

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Bruxelles)

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris).

10.5
30

BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LIII



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

785318

Vol. 53, part 3 contains only pages 309-375.
The indication in the index mentioning pages
306-510 is incorrect. Part 4 contains pages
41-150 of the Bibliografia evolutionis and has
its own pagination. Order dept.



570.5
34
v. 53-54

TABLE

TRAVAUX ORIGINAUX

	Pages
BASTIN (A.). — Contribution à l'étude des Grégarines monocystidées (avec les planches V et VI et 3 fig. dans le texte) . . .	325
CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — <i>Xenocœloma brumpti</i> , Copépode parasite de <i>Polycirrus arenivorus</i> (planches I à IV et 20 fig. dans le texte).	161
GADECEAU (EM.). — Les forêts submergées de Belle-Ile-en-Mer (8 fig. dans le texte et une carte).	276
HERLANT (M.). — La segmentation de l'œuf parthénogénétique de grenouille	309
LAMEERE (AUG.). — Contributions à l'étude des Dicyémides. III ^e partie (89 fig. dans le texte)	234
MAUPAS (EMILE). — Expériences sur la reproduction asexuelle des Oligochètes.	150
MESNIL (F.) — (V. CAULLERY).	
RABAUD (ETIENNE). — L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes	1
<i>Bibliographia evolutionis</i> VI	1

Le tome LIII a été publié en 4 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

- FASCICULE 1 (pages 1 à 160 et *Bibl. evol.* 1 à 40) 26 juin 1919.
FASCICULE 2 (pages 161 à 306) 8 août 1919.
FASCICULE 3 (pages 306 à 510) 27 déc. 1919.
FASCICULE 4 (*Bibl. evol.*, 41 à 140), 7 juillet 1920.

L'IMMOBILISATION RÉFLEXE

ET L'ACTIVITÉ NORMALE

DES ARTHROPODES

SOMMAIRE

CHAPITRE PREMIER. — POSITION DE LA QUESTION. — Le phénomène de la « simulation de la mort », acte conscient et volontaire ou instinct. Les distinctions de HOLMES. La conception de DARWIN et de ROMANES. Le rôle des influences sensorielles. La terreur paralysante et la sélection. La Kataplexie de PREYER et l'Autokatalepsie de P. SCHMIDT. Théorie générale de l'immobilité protectrice. Elle ne touche pas à l'analyse du phénomène. Fonctionnement du système nerveux et physiologie comparée des Arthropodes; les conditions éthologiques. Le déterminisme de l'activité normale des organismes p. 5

CHAPITRE II. — LES RÉFLEXES IMMOBILISATEURS. — L'immobilisation et l'excitation de zones déterminées. p. 13

I. **Arthropodes qui « simulent la mort »**. p. 14

A. *Les Phasmes*. — L'immobilisation de *Carausius morosus*, suivant SCHMIDT. Le rythme nycthémeral; attitude de sommeil. Pression sur le métasternum de *Bacillus gallicus* et *Carausius morosus*; importance de la position dorsale. L'individu immobile et l'individu immobilisé.

B. *Les Zygènes et l'Euchélie*. Pression de la racine de l'aile ou des fémurs; libération des pattes de tout contact. Absence d'excitations sensorielles. Pression des antennes.

C. *Les Charançons*. — L'attitude suivant le mode d'excitation. Pression métasternale; pression thoracique bilatérale. Immobilisation incomplète; excitation du mésosternum. Différences spécifiques.

D. *Chrysomela cerealis*. — L'attitude suivant l'intensité de l'excitation.

E. *Dermestes holosericeus*. — Prétendues influences sensorielles. Inefficacité des chutes. Les chocs, les vibrations, la pression du métasternum et des tibias.

F. *Les Criocères*. — Extrême sensibilité de ces Insectes; leur immobilisation expérimentale; excitations localisées; différences spécifiques.

G. *Les Araignées*. — Position des tarsi de l'animal immobilisé.

H. *Les Myriapodes*. — Attitude enroulée et attitude rectiligne. Rôle des excitations lumineuses. Compression des premiers segments.

I. *Espèces diverses* — Les localisations de *Stilbum splendidum*.

Cetonia aurata et les excitations itératives. *Nepa cinerea* et l'influence du milieu aquatique. L'immobilisation partielle de *Timarcha interstitialis*. *Oxythyrea funesta*. *Malacosoma lusitanica* et autres Arthropodes.

2. Arthropodes qui ne « simulent pas la mort » p. 34
Généralité du réflexe immobilisateur.

A. *Les Lépidoptères*. — Pression de la racine des ailes. Différences spécifiques. Excitation conjuguée.

B. *Les Orthoptères*. — Nécessité de l'excitation conjuguée. Sensibilité de certains Forficulides.

C. *Les Coléoptères*. — Diversité des localisations. Pression des pattes des Carabiques. Pression du sternum. Différence de durée suivant la localisation. Immobilisation ne survivant pas à l'excitation. Manœuvres spéciales pour *Carabus purpurascens*, *Ocypus olens*. Pression des antennes de *Galerucella luteola*.

D. *Les Hémiptères*. — Localisation du réflexe dans les antennes ; pression des fémurs et des tibias ; pression sternale.

E. *Les Diptères*. — Décubitus dorsal et pression de la racine des ailes.

F. *Les Hyménoptères*. — Pression des antennes chez les Fourmis.

G. *Les Névroptères et les Odonates*. Pression des ailes, pression bilatérale du thorax, suivant les espèces. Excitation tétanique des Chrysopes et Panorpes.

H. *Les Myriapodes et les Arachnides*.

3. Vue d'ensemble p. 46

L'immobilisation, réflexe sensitivo-moteur commun aux Arthropodes en général. Inefficacité des excitations sensorielles. Localisation des zones périphériques dans les régions céphalo-thoraciques.

CHAPITRE III. — LES RÉFLEXES ANTAGONISTES. — Les excitations mobilisantes. Constatations isolées de divers observateurs. Tout arthropode immobilisé est mobilisable p. 49

1. Zones communes à tous les Arthropodes. p. 52

A. *Les Tarses*. — L'excitation des tarses est toujours mobilisante. Tout contact avec un substrat empêche l'immobilisation. Exceptions apparentes ; différence entre compression et friction. Expériences avec *Galerucella luteola* et *Lygæus familiaris* ; spasme du décollement. Différences suivant les tarses. La sensibilité des tarses au contact.

B. *Segments terminaux de l'abdomen*. — Expériences anciennes d'UeXKÜLL. Généralité du réflexe ; sa localisation. Opposition entre les localisations thoraciques et abdominales ; zones de transition. Rôle de l'intensité de l'excitation.

2. Localisations particulières p. 60

A. *Antennes*. — La massue des Rhopalocères ; les Carabiques. Effet inverse de l'excitation suivant l'intensité chez les Criocères.

B. *Localisations diverses*. — Raciné des ailes. Rostre. Extension des pattes. Lèvre inférieure.

3. Les réflexes antagonistes en général p. 63

Généralité des zones dynamogènes chez les Arthropodes ; effet irrésistible de leur excitation. Localisations multiples. Différence des résultats suivant les zones excitées. Opposition des zones homologues suivant les

espèces. Localisation des réflexes mobilisant et immobilisant sur la même zone du corps de certaines espèces.

CHAPITRE IV. — L'IMMOBILISATION PAR RENVERSEMENT SIMPLE. p. 64

L'immobilisation de *Lestes viridis* et de divers autres Odonates; *Calimorpha hera* et *Spilosoma menthastri*; *Dexia rustica* et *Machimus pilipes*. Le cas des Vertébrés. Le décollement des tarsi; immobilisation par soulèvement. Expériences avec *C. hera* et *M. pilipes*. Libération successive des tarsi.

CHAPITRE V. — FONCTIONNEMENT GÉNÉRAL DES RÉFLEXES . p. 70

1. **Excitations répétées et prolongées** p. 70

Les différentes excitabilités suivant les espèces et suivant les nerfs; la chronaxie de LAPICQUE.

2. **Durée de l'immobilisation** p. 74

Différences spécifiques considérables; différences individuelles. Inégalité des durées pour un même individu. Difficultés d'établir la similitude des conditions.

3. **Immobilisations successives** p. 74

Durée de l'immobilisation en fonction de la fréquence des excitations. Opinions contradictoires fondées sur des expériences insuffisantes. Essais de HOLMES. Expériences prolongées sur diverses espèces; terminaison par inexcitabilité chez les uns, excitabilité indéfinie chez les autres. Périodicité de la durée; périodes réfractaires. Parallélisme du phénomène chez les divers Arthropodes. Rôle de l'intensité de l'excitation.

4. **La température et la lumière** p. 83

Essais de J.-H. FABRE. Influence générale de la température sur l'activité des Arthropodes. Expériences de HOLMES, de TURNER, sur la température et la lumière. Diminution de la durée avec l'élévation de la température; son augmentation à la lumière diffuse. Expériences personnelles concordantes. Action paralysante de la lumière sur *Carausius morosus*. — Influence de la faim; cas de *Machimus pilipes*.

5. **Le retour à l'activité** p. 87

Retour brusque et retour lent; différences spécifiques. Localisations diverses des premiers mouvements.

6. **Immobilisation et immobilité simple** p. 88

Distinction nécessaire; interprétation de PIÉRON; constatations de HOLMES; le « thigmotactisme » des Amphipodes terrestres. Expériences sur *Gammarus fluvialtilis*; influence de la lumière. Immobilité et immobilisation de divers Arthropodes; différences d'excitabilité. Absence de relations génétiques entre les deux états.

7. **Les degrés de l'immobilisation** p. 95

L'immobilisation survivant à l'excitation; l'immobilisation liée à l'excitation. Les Arthropodes prétendus « réfractaires ». Termes transitionnels. Influences antagonistes. Immobilisation fugitive; absence d'influences sensorielles: la « chute » des Criocères et l'envolée des Papillons.

CHAPITRE VI. — NATURE ET MÉCANISME DE L'IMMOBILISATION. p. 99

1. **Contraction et contracture** p. 99

L'immobilisation réflexe est une contracture; ses caractères. Différences

avec les contractures physiologique et pathologique. La « *flexibilitas cerea* » et la rigidité musculaire. La contraction tétanique. Sarcoplasme et myofibrilles. Hypertonie musculaire. — Fonctionnement du système nerveux. Fibres toniques et fibres antagonistes de TIRALA. Mécanisme du réflexe mobilisant; contraction des muscles antagonistes; expérience de BERITOFF sur la Grenouille.

2. Le mécanisme p. 108

Propagation de l'excitation. Rôle du ganglion cérébroïde; contradiction apparente de SCHMIDT et de HOLMES.

A. *Le ganglion cérébroïde.* — Observations préliminaires, les immobilisations partielles. — a) Décapitation d'espèces facilement immobilisables: le réflexe contracturant persiste. — b) Décapitation d'espèces difficilement immobilisables: le réflexe contracturant est facilité. — c) Rôle des excitations lumineuses sensibles. Oblitération des yeux et prolongation de l'immobilisation; importance de la dimension relative de la surface oculaire. Différences individuelles.

B. *Les ganglions thoraciques.* — Piqûre d'un ganglion thoracique chez divers Arthropodes; elle facilite l'immobilisation. Interprétation du processus. L'immobilisation dépend du système nerveux tout entier. Réflexes à trajet court et interaction des ganglions. Similitude anatomique et dissemblance physiologique.

3. L'immobilisation réflexe et le sommeil p. 124

Attitudes de sommeil et attitudes de repos. Rapports entre les deux états; hypertonicité musculaire dans les deux cas; rôle du contact des tarsi avec le substrat. Sommeil, état « spontané »; immobilisation, état provoqué.

CHAPITRE VII. — SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DE L'IMMOBILISATION. p. 128

1. La théorie du réflexe-instinct p. 128

Immobilisation et sélection; immobilité « protectrice » et influences sensorielles. Utilité du réflexe; Arthropodes à déplacement lent et à déplacement rapide; les uns ne s'immobilisent pas mieux que les autres. Rôle de l'attitude; de l'immobilité; proies vivantes et proies mortes; les ressemblances mimétiques. Nocivité possible de l'immobilisation; son inutilité constante; instincts rudimentaires; signification des différences individuelles. La théorie ne rend pas compte du phénomène. Indifférence du réflexe au point de vue de la sélection.

2. L'activité normale des Arthropodes. p. 141

Le fonctionnement d'ensemble du système nerveux; importance des localisations périphériques; les excitations permanentes du milieu et les alternatives d'activité et d'arrêt de l'Arthropode; exemple de l'*Æschne* et d'autres Insectes. Variations des influences extérieures et comportement des organismes; cas du *Lycæna argus*; influence des rayons actiniques. L'hypertonie musculaire, phénomène général et constant de la vie des organismes en fonction du milieu.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE p. 147

CHAPITRE PREMIER

POSITION DE LA QUESTION

Sous le nom de *simulation de la mort*, les naturalistes désignent depuis longtemps la propriété que possèdent divers animaux de devenir subitement immobiles dans certaines conditions. Cette immobilité soudaine, et parfois durable, a vivement frappé l'imagination de ceux qui l'ont observée ou qui en ont simplement lu la relation. Les chasseurs répètent volontiers les anecdotes traditionnelles, suivant lesquelles un Renard blessé demeurerait immobile « tant qu'un danger le menace » et s'enfuierait à toute vitesse, « dès que l'occasion devient favorable ». Des anecdotes analogues circulent au sujet d'autres Vertébrés : divers Oiseaux, tels que l'Oie sauvage de Sibérie et l'Alouette des champs, des Serpents, des Poissons, la Perche et l'Esturgeon en particulier. Mais les observations les plus nombreuses, et sans doute aussi les mieux étudiées, les moins déformées par l'adjonction de faits imaginaires dérivant d'une idée préconçue, ont trait aux Arthropodes. En ce qui les concerne, nous n'avons aucun doute ; nombre d'entre eux deviennent immobiles sous certaines influences et conservent l'immobilité durant un temps qui diffère suivant l'espèce, suivant l'individu, suivant les circonstances. Le phénomène se prête à l'étude dans les conditions les meilleures ; aussi les discussions qui se sont élevées sur la signification et la nature de cette immobilité visent-elles plutôt les Arthropodes que les Vertébrés.

Le thème des discussions varie peu ; tous les auteurs se posent et essaient de résoudre la même question : s'agit-il d'un acte conscient et volontaire, d'un stratagème véritable par lequel l'animal se dérobe ? S'agit-il d'un instinct ?

La première hypothèse possède encore des partisans. J. HAMILTON ⁽¹⁾, à propos de *Saperda fagi*, déclare que cet Insecte ne simule pas la mort de la même manière que beaucoup d'autres

⁽¹⁾ JOHN HAMILTON. *Saperda fagi*, *S. concolor* and *Aphodius rufipes*. *The Canadian entomologist*, t. XX, 1888, p. 6.

dans des circonstances analogues, et il précise : « quand je dis simuler la mort, je le pense littéralement, contrairement à une affirmation dogmatique injustifiée, que je lisais récemment quelque part, que les Insectes n'ont aucune connaissance de la mort ». HAMILTON insiste dans un second travail ⁽¹⁾, réponse à une réplique de GROTE ⁽²⁾. Celui-ci n'admet point qu'un Insecte puisse simuler ce qu'il ne connaît pas. Mais WEBSTER ⁽³⁾, s'introduisant dans le débat, estime que les Insectes ne sauraient chercher à éviter la mort s'ils ne la connaissent point et pense, en définitive, qu'ils la connaissent certainement, puisqu'ils sont mortels.

L'argument n'est évidemment pas péremptoire ; mais il montre à quel point la manifestation extérieure du phénomène frappe les esprits. Sans aller aussi loin, WEIR ⁽⁴⁾ considère la « simulation de la mort » comme une des plus grandes preuves de l'activité intellectuelle des animaux ; et SCHMIDT ⁽⁵⁾ donne à cette idée un appui expérimental en affirmant, à la suite de ses recherches sur *Carausius morosus*, que le ganglion cérébroïde joue un rôle déterminant dans la genèse de l'immobilité.

Certains auteurs adoptent une opinion moins absolue. HOLMES ⁽⁶⁾, par exemple, établit une distinction entre les animaux supérieurs et les inférieurs. Chez les premiers, Mammifères et Oiseaux, la « simulation de la mort » serait associée à un état de conscience dont l'existence ne paraît pas probable chez les seconds, Insectes, Araignées et autres. En outre, le même auteur essaie de distinguer, chez les Insectes, un état d'immobilité (*deceptive quiet*) différent de la « simulation de la mort » ; toutefois, il ne fonde sa distinction sur aucun fait précis, et tandis qu'il assimile les deux états en 1903 ⁽⁷⁾, il les considère comme entièrement différents en 1906 ⁽⁸⁾.

⁽¹⁾ JOHN HAMILTON. Knowledge of Death in Insects. *The Canadian entomologist*, t. XX, 1888, p. 179.

⁽²⁾ A. R. GROTE. On Insects feigning Death. *The Canadian entomologist*, t. XX, 1888, p. 120.

⁽³⁾ F. M. WEBSTER. Insects feigning Death. *The Canadian entomologist*, t. XX, 1888, p. 199.

⁽⁴⁾ WEIR. *Dawn of Reason*, 1899.

⁽⁵⁾ Peter SCHMIDT. Katalepsie der Phasmoden. *Biologisches Centralblatt*, 1913.

⁽⁶⁾ S. J. HOLMES. The Instinct of feigning death. *The popular Science Monthly*, 1908.

⁽⁷⁾ S. J. HOLMES. Death feigning in terrestrial Amphipods. *Biological Bulletin*, t. IV, 1903.

⁽⁸⁾ S. J. HOLMES. Death feigning in Ranatra. *The Journal of Comparative neurology and psychology*, vol. XVI, 1906.

Soutenant une idée voisine, L. CUÉNOT ⁽¹⁾ pense qu'en dehors de la simulation de la mort, l'immobilité pourrait provenir d'un acte volontaire, serait une ruse consciente cessant quand l'animal ne se sent plus observé.

A vrai dire, même ainsi mitigée, la conception d'une simulation effective ne rallie qu'un nombre restreint de naturalistes. DARWIN ⁽²⁾, partageant les vues de COUCH, la repousse sans hésiter, et ROMANES ⁽³⁾ précise « qu'il est manifestement impossible d'attribuer ce fait à quelque idée de la mort, à une simulation consciente » d'un état parfaitement inconnu des animaux qui le simuleraient. La simulation, d'ailleurs, est fort imparfaite. DARWIN constate que l'attitude des animaux immobiles n'est pas toujours celle de l'animal mort, et plusieurs auteurs confirment cette observation, H. PIÉRON ⁽⁴⁾, HOLMES ⁽⁵⁾, TURNER ⁽⁶⁾. Seul, L. CUÉNOT ⁽⁷⁾ semble admettre que cette « singulière astuce » est une imitation véritable du cadavre, sans s'expliquer plus longuement sur son déterminisme.

Nombre d'observateurs, J. H. FABRE ⁽⁸⁾ en particulier, se rangent à l'opinion de DARWIN et se refusent à voir un acte volontaire dans le fait, pour un animal, de s'immobiliser. Tout récemment, DUORTE ⁽⁹⁾, faisant une revue générale de la question, repousse toute idée d'acte conscient et voit, dans l'immobilité, une réaction physico-chimique à un stimulus externe.

La question, toutefois, pourrait être prise d'un autre biais. Constamment les auteurs emploient l'expression d'« acte volontaire » comme synonyme d'« acte conscient », et réciproquement. Or,

(1) L. CUÉNOT. Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques insectes. *Arch. zool. exp. et gén.*, 1896.

(2) Ch. DARWIN. Essai posthume sur l'instinct (Appendice à l'ouvrage de ROMANES).

(3) G. J. ROMANES. *L'évolution mentale chez les animaux*. Paris, 1884.

(4) HENRI PIÉRON. L'immobilité protectrice chez les animaux. *Revue scientifique*, 1904, 1^{er} sem.

(5) HOLMES, 1908, *op. cit.*

(6) C. H. TURNER. Notes on the behavior of the Ant-Lion with emphasis on the feeding activities and Letisimulation. *Biological Bulletin*, 1915.

(7) L. CUÉNOT. Moyens de défense dans la série animale. *Encyclopédie des aide-mémoire*. Paris, 1891.

(8) J. H. FABRE. *Souvenirs entomologiques*, 4^e édition, t. VII.

(9) E. Melville DUORTE. The death feigning instinct. *The Canadian entomologist*, t. XLIX, 1917.

H. PIÉRON ⁽¹⁾ pense qu'un phénomène « volontaire » n'implique pas forcément un état de conscience. Un phénomène « volontaire » est, avant tout, un acte psychique sous la dépendance d'influences sensorielles et rien n'empêche d'accepter l'idée que, *dans certains cas*, l'immobilisation des animaux soit « volontaire » sans être nécessairement consciente. A l'appui de son interprétation, PIÉRON cite le cas d'un *Dermestes* dont l'immobilité cessait chaque fois que se présentaient des possibilités de fuir. Néanmoins, le rôle des influences sensorielles n'est pas évident. J. H. FABRE le nie, car il n'a constaté aucune modification dans la durée de l'immobilité, quelles que soient les circonstances et les moyens de « se cacher ». La conception de PIÉRON ne doit cependant pas être repoussée *a priori* ; sans que jamais on puisse dire, en effet, qu'ils prennent une détermination intentionnelle et réfléchie, les animaux ne sont pas toujours immobiles de la même manière.

Mais alors, si l'immobilisation n'est pas une ruse consciente, elle serait, suivant ROMANES adoptant l'opinion de DARWIN, « un instinct qui pousse les animaux à rester immobiles et, peut-être, à ne pas attirer l'attention en présence d'ennemis » ⁽²⁾. Cette opinion demanderait quelques éclaircissements, car le mot « instinct » s'applique à des phénomènes si variés qu'il n'en évoque aucun en particulier. Les auteurs n'ont point essayé de le préciser. Sans y prendre garde, ils ont simplement déplacé la question et tous leurs efforts ont porté, non sur la nature du phénomène, mais sur son origine. COUCH, cité par ROMANES, émet l'idée que les animaux sont immobilisés par la terreur. L'effet de la terreur étant utile à l'animal, cet effet aurait persisté et se serait même développé par sélection. ROMANES discute cette hypothèse et ne la repousse pas. W. JAMES ⁽³⁾, MANCINI ⁽⁴⁾, TURNER ⁽⁵⁾ adoptent cette solution de la terreur paralysante devenue

(1) Henri PIÉRON. *a)* L'autotomie volontaire des Décapodes. Quelques idées et quelques faits. *Soc. de Biol.*, 1907, t. II.

b) Contribution à l'étude de l'immobilité protectrice. II. L'immobilisation volontaire. *Soc. de Biol.*, 1908, t. I.

(2) ROMANES. *Op. cit.*

(3) Cité d'après ROMANES.

(4) Ernesto MANCINI. L'arithmétique des animaux. *Revue scientifique*, 1904, 1^{er} sem.

(5) *Op. cit.*

héréditaire, tandis que GROTE ⁽¹⁾, tout en faisant intervenir la sélection, voit dans l'immobilité une attitude de repos graduellement acquise par une succession d'expériences, cette attitude permettant d'éviter les dangers immédiats.

PREYER ⁽²⁾ développe une hypothèse très différente en apparence : l'animal serait frappé de *kataplexie*, nous disons aujourd'hui catalepsie. A vrai dire, cette hypothèse et celle de COUCH se complètent plutôt qu'elles ne se contredisent, car la frayeur pourrait bien être la cause déterminante de la *kataplexie*. Telle est, du reste, l'opinion de J. H. FABRE. Avec ou sans frayeur préalable, c'est aussi la catalepsie que PIÉRON ⁽³⁾ admet, au moins pour un certain nombre de cas. Quant à SCHMIDT, il assimile sans restriction l'immobilité de *C. morosus* à la catalepsie dont il retrouve tous les signes : les membres de l'animal conservent l'attitude qui leur est imprimée, ils ont la *flexibilitas cerea* caractéristique. La catalepsie aurait sa cause dans l'animal lui-même, car aucune influence extérieure ne parviendrait à la provoquer : il s'agirait d'une catalepsie spontanée, d'une *Autokatalepsie*. HOLMES ⁽⁴⁾, de son côté, à propos de *Ranatra*, voit dans le phénomène une contraction *tétanique*, qui ne serait autre chose, comme le fait remarquer SCHMIDT sous le couvert de Ch. RICHER ⁽⁵⁾, qu'une forme de catalepsie.

La catalepsie serait donc à la base de l'immobilité, au moins dans un très grand nombre de cas. Elle se produirait, sinon sous l'empire de la frayeur, du moins sous l'influence d'excitations sensorielles ; même, elle pourrait s'installer spontanément. Dès lors, la genèse du phénomène se reconstituerait de la façon suivante. L'immobilité est utile à l'espèce, elle est protectrice, soit qu'elle déroute les ennemis qui ne se nourrissent que de proies vivantes, soit qu'elle dissimule l'animal parmi les détritiques du sol ⁽⁶⁾, soit qu'elle le rende simplement moins visible ou que, provoquant le reploiement des membres, elle réduise au mini-

⁽¹⁾ A. R. GROTE. Characters of protection and defence in Insects. *The Canadian entomologist*, 1888, t. XX.

⁽²⁾ Cité d'après ROMANES.

⁽³⁾ *Op. cit.*, 1904.

⁽⁴⁾ *Op. cit.*, 1906.

⁽⁵⁾ Ch. RICHER. *Dictionnaire de Physiologie*, article CATALEPSIE.

⁽⁶⁾ CUÉNOT. *Op. cit.*, 1896.

mun la surface de prise ⁽¹⁾, soit encore que, coïncidant avec certaines formes et certaines colorations, elle contribue à rendre l'animal semblable à un objet inanimé, tel *Carausius morosus* qui ressemble à un rameau ⁽²⁾. Etant ainsi protectrice pour l'une ou l'autre de ces raisons ou pour plusieurs à la fois, l'immobilité donnerait prise à la sélection naturelle, les animaux échappant d'autant mieux à leurs agresseurs qu'ils auraient moins de tendance à s'enfuir. L'immobilité a pu se développer progressivement ; mais l'état cataleptique, servant de point d'appui à la sélection, a aidé tant à sa genèse qu'à son développement.

Il convient d'ajouter que, suivant HOLMES et PIÉRON, l'immobilité n'aurait pas une origine unique. PIÉRON ⁽³⁾ voit en elle « un phénomène banal de convergence physiologique » ; il oppose tout spécialement l'immobilité de certains animaux devant les serpents, celle-ci non protectrice, à l'immobilité si fréquente chez les Arthropodes, celle-là protectrice, mais coexistant parfois avec un état d'activité réelle tel, que l'animal, *Aphodius subterraneus* par exemple, déplace pattes et antennes quand on le saisit, sans se mettre pourtant en mouvement. L'immobilité pourrait encore dépendre d'un état de torpeur, développé et adapté par le jeu de la sélection.

Pour HOLMES ⁽⁴⁾, l'origine du phénomène résiderait, en ce qui concerne certains Amphipodes terrestres, dans l'« instinct » que ces animaux auraient d'entrer en contact avec les corps solides. Ce thigmotactisme engendrerait l'immobilité, et celle-ci protégerait l'animal.

J. H. FABRE, enfin, n'admet nullement que l'immobilité protège les Insectes ; même, il croit constater que, devant un « péril imminent » l'animal s'enfuit. Néanmoins, FABRE conclut que l'Insecte, immobilisé par la frayeur, est plongé dans un sommeil hypnotique dont il ne sort que lentement.

Tel est, à l'heure actuelle, l'état de la question. Deux idées la dominante : l'immobilité est un moyen de défense ; elle résulte

⁽¹⁾ H. PIÉRON. *Op. cit.*, 1904.

⁽²⁾ P. SCHMIDT. *Op. cit.*, 1913.

⁽³⁾ Henri PIÉRON. Contribution à l'étude de l'immobilité protectrice. I. Sa poly-genèse. *Soc. de biol.*, 1908, p. 184.

⁽⁴⁾ *Op. cit.*, 1903.

d'un état voisin de la catalepsie, provoqué ou non par une influence extérieure. De ces deux idées, aucune ne touche au phénomène proprement dit. Les observateurs examinent longuement l'animal immobile, ils supputent sur les causes lointaines de cette immobilisation ; mais ils ne semblent pas se douter qu'une analyse rigoureuse de la façon dont l'animal devient immobile conduirait à connaître la cause prochaine et, avec elle, le déterminisme véritable de l'immobilisation. Les chocs ou un état vibratoire de l'air environnant apparaissent comme uniquement capables de provoquer l'immobilité ; SCHMIDT, même, estime impuissante toute influence extérieure. Les moyens de remettre en mouvement l'animal immobilisé passent tout à fait inaperçus. Seul, OTTO MEISSNER ⁽¹⁾ mentionne la possibilité de mobiliser *Carausius morosus*, soit en pressant légèrement l'abdomen ou les antennes, soit en soufflant sur le corps. Très incidemment, J. H. FABRE signale que *Scarites* frémit quand une Mouche l'effleure, qu'il se retourne et s'en va lorsque elle se pose ou marche sur lui, et se comporte de la même manière quand la patte d'un Capricorne s'appuie sur lui. FABRE ne tire de ces faits aucune indication importante ; il nie simplement que, dans ces attouchements, le Scarite voie un « péril imminent ». De son côté, H. PIÉRON ⁽²⁾ constate qu'il « suffit, avec une aiguille, de soulever une patte repliée de l'animal pour qu'il s'agite, se dégage et cherche à fuir. » Ce fait, suivant l'auteur, prouverait l'inefficacité de la protection dans ce cas particulier.

Pourtant, ces faits de remise en mouvement de l'Insecte immobile, aussi bien que les moyens précis de l'immobiliser, méritaient de retenir plus longtemps l'attention. En augmentant nos connaissances, leur étude aurait apporté des données de nature à supprimer bien des discussions stériles sur la volonté, la conscience ou l'instinct, tout en conduisant à dégager la signification véritable du phénomène.

Ne reposant que sur la simple constatation de l'immobilité et sur des hypothèses sans fondement, aucune des solutions mises en avant ne saurait donc nous satisfaire. Aucune n'envisage le phénomène aux deux points de vue du fonctionnement

⁽¹⁾ OTTO MEISSNER. Biologische Beobachtungen an der indischen stabheuschrecke *Dixippus morosus* Br. Zeitschrift für wissenschl. Insektenbiologie Bd V, 1909.

⁽²⁾ *Op. cit.*, 1904.

du système nerveux et de la physiologie comparée des Arthropodes : là est, évidemment, le nœud de la question.

Les deux points de vue, du reste, n'en font pour ainsi dire qu'un, si l'on se propose de tirer des résultats acquis toutes les conséquences qu'ils renferment. Sans contredit, l'expérimentateur pourrait se contenter d'explorer le système nerveux d'un Arthropode au moyen d'excitations périphériques appropriées et se borner à enregistrer quelques nouveaux réflexes. Pareille étude ne manquerait certes pas d'intérêt et, bien qu'elle soit depuis longtemps commencée, il s'en faut qu'elle soit terminée. Toutefois, si la physiologie pure complète utilement notre connaissance des organismes, elle ne se suffit pas plus à elle-même que la morphologie pure. Elle doit s'étendre et passer de l'individu considéré en lui-même à l'individu considéré en fonction de tous les autres organismes et des circonstances générales de l'existence ; elle doit, en définitive, fournir des précisions sur le fonctionnement général des êtres vivants et conduire ainsi à comprendre de mieux en mieux les phénomènes fondamentaux de la vie. La recherche expérimentale aboutit à ce résultat en devenant comparative, en tâchant de mettre en relief les différences ou les ressemblances en fonction des conditions éthologiques, sans s'attarder à rechercher l'existence d'une parenté entre les êtres comparés et, moins encore, le degré ou le sens de cette parenté. Une similitude éthologique ou morphologique, coïncidant avec un fonctionnement différent du système nerveux, sera suggestive par elle-même. Si l'évidence d'une parenté s'impose par surcroît, nous en tirerons certainement avantage ; mais nous ne devons rien sacrifier pour essayer d'établir cette évidence.

Procédant de la sorte, et me dégageant de toute idée préconçue, je suis parvenu à montrer l'existence, chez les Arthropodes, d'un réflexe immobilisateur dépendant d'excitations périphériques localisées, auquel s'oppose un réflexe antagoniste, également localisé. Ces réflexes ne sont nullement l'apanage de quelques Arthropodes à l'exclusion de l'ensemble des autres ; ils existent chez tous à des degrés divers. De ces faits essentiels découlent alors des conséquences d'ordre général. Il ne s'agit plus simplement d'un « moyen de défense » très hypothétique, mais d'une propriété fondamentale qui domine, à tout instant, la

vie des animaux : le phénomène s'élargit et change complètement de cadre.

Mes recherches portent sur un nombre considérable d'Arthropodes et, tout spécialement sur des Insectes : la diversité des espèces montre, plus que tout autre fait, peut-être, la généralité et la solidité des résultats. Si importants soient-ils, je me hâte de le dire, ces résultats n'apportent pas l'explication définitive d'un phénomène fort complexe. A coup sûr, je pose plus de questions que je n'en résous ; mais je les pose sous la forme qui les rend abordables, et c'est le point essentiel. Parti de la « simulation de la mort », j'en arrive à envisager le déterminisme de l'activité normale des organismes ; tout un champ s'ouvre à l'exploration, je n'ai fait qu'y jeter un coup d'œil d'ensemble.

CHAPITRE II

LES RÉFLEXES IMMOBILISATEURS

Mes premiers essais ont naturellement porté sur les Insectes connus pour « simuler la mort ». C'était, en effet, la simulation de la mort que je me proposais d'étudier, ne soupçonnant guère où allaient me conduire les recherches entreprises. Il s'agissait d'examiner dans quelles conditions l'animal devient immobile. La plupart des auteurs, assurément, PIÉRON et HOLMES en particulier, admettent que l'immobilité résulte d'un réflexe et, du point de vue scientifique, nulle autre hypothèse ne semble possible ; mais aucun auteur n'indique le point de départ du réflexe. Tous s'expriment comme si ce réflexe n'avait pas de localisation précise ou comme s'il était d'origine sensorielle. A vue superficielle, évidemment, le moyen le plus simple d'immobiliser un animal qui « simule la mort » est de le frapper un peu violemment ou de le laisser tomber d'une certaine hauteur, c'est-à-dire de le soumettre à l'influence de vibrations suffisamment intenses. Les divers expérimentateurs ont tous utilisé ce procédé d'une manière exclusive et, dès lors, leur analyse portait forcément sur l'immobilité plutôt que sur l'immobilisation. Pour analyser celle-ci, il fallait avant tout explorer méthodiquement

la surface du corps des animaux, en éliminant toutes les variables autant qu'il est en notre pouvoir. On s'assure ainsi que l'immobilisation résulte de l'excitation de zones périphériques déterminées et que, chez certaines espèces même, l'excitation *directe* de ces zones provoque seule l'immobilisation. Dans tous les cas, et quel que soit l'Arthropode envisagé, le rôle des actions externes dans le déterminisme du phénomène est un fait acquis, et je n'y insisterais pas si P. SCHMIDT ne le niait catégoriquement en ce qui concerne *Carausius morosus*.

1. Arthropodes qui « simulent la mort »

A. Les Phasmes

Pareille négation surprend à juste titre quiconque a pu réaliser quelques expériences avec les Phasmes. PIÉRON ⁽¹⁾ d'une part, et STECHE ⁽²⁾ de l'autre ont nettement constaté l'influence de la lumière sur *C. morosus*.

De mon côté, j'ai longuement étudié pendant plus de deux mois quatre *Bacillus gallicus* CHARP., qui vivaient en captivité dans les meilleures conditions. J'ai également étudié, au même point de vue, de nombreux *C. morosus* et je ne puis arriver à comprendre l'erreur de P. SCHMIDT. Cet expérimentateur n'aurait pu réussir à immobiliser *C. morosus* ni par un moyen mécanique ni par un moyen chimique ; il ne s'immobiliserait qu'une fois abandonné à la plus complète tranquillité et à l'abri de toute excitation extérieure. Ces conditions remplies, le Phasme oscille pendant un certain temps sur ses pattes, puis allonge ses membres antérieurs, ramène ses antennes l'une contre l'autre et reste sans mouvements. A ce moment serait intervenue la catalepsie d'origine interne, l'autokatalepsie.

P. SCHMIDT n'a tenu aucun compte du rythme nycthéméral né sous l'influence de la lumière ⁽³⁾ et a confondu un animal endormi avec un animal immobilisé. *C. morosus*, tout comme

(1) Henri PIÉRON. a) Le rythme des attitudes mimétiques chez un Phasmide, le *Dixippus morosus*, *Bul. Mus. Hist. nat.* 1910.

b) A propos de la Catalepsie des Phasmides. *Bul. Soc. biol.*, t. LXXIV, 1913.

(2) STECHE. Die Färbung von *Dixippus morosus*. *Zool. Anzeig.*, 1911.

(3) H. PIÉRON, *op. cit.*, 1910.

B. gallicus est un Orthoptère peu actif. Durant le jour, il demeure immobile pendant des heures, fixé sur des branches ou sur les parois d'une cage, dans des attitudes variées qui dépendent, en grande partie, de la disposition et de la forme du support. Dans l'attitude que SCHMIDT donne comme constante, les deux membres antérieurs sont allongés dans le prolongement du corps et très rapprochés l'un de l'autre, tandis que les membres moyens et postérieurs sont allongés latéralement, faisant avec l'axe du corps un angle plus ou moins voisin d'un droit. Cette attitude ne peut être prise que si les membres antérieurs s'accrochent au même point ; sinon un membre s'accroche à droite, l'autre à gauche aux branches ou aux feuilles, s'écartant l'un de l'autre à des degrés divers. Quelle que soit l'attitude, l'animal bouge fort peu, il ne se déplace guère qu'au moment où il se met à manger. Même alors, du reste, il entame une feuille et reprend souvent l'immobilité dès qu'il cesse de manger.

Néanmoins, endormi ou simplement immobile, l'animal n'est, en aucune manière, incapable de mouvement. Si je le touche *légèrement*, il se met aussitôt en marche ; si je le prends, sans brusquerie et sans le serrer, ses pattes s'agitent et s'accrochent fortement à mes doigts ; si je le pose, il s'éloigne. Le contact de mes doigts ne provoque donc aucune action paralysante : le Phasme était immobile et les excitations qu'il subit, sensorielles ou autres, le mettent en mouvement au lieu de l'immobiliser. *Bacillus gallicus* se comporte d'une manière tout à fait comparable.

B. gallicus et *C. morosus* se comportent aussi de la même manière lorsque, sous l'action d'autres excitations extérieures, ils sont immobilisés, paralysés. On peut les prendre, les tourner, les retourner, en observant certaines précautions, sans qu'ils esquissent le moindre mouvement. Si, par exemple, je saisis *B. gallicus* en marche et que je le laisse tomber d'une faible hauteur — environ 10 centimètres — de telle sorte qu'il tombe sur le dos, les pattes sont agitées de deux ou trois secousses légères, puis l'Insecte se fixe dans une immobilité complète, les pattes moyennes et postérieures relevées avec les tibias fléchis sur les fémurs, les pattes antérieures dans une position semblable ou étendues en avant et rapprochées l'une de l'autre. Les faits sont exactement superposables chez *C. morosus*.

Toutefois, laisser choir l'animal est un procédé un peu sim-

pliste. On obtient le même résultat en excitant, par pression simple, une zone déterminée de la surface du corps. On immobilise *C. morosus* à volonté, en dépit de l'affirmation catégorique de P. SCHMIDT, en le plaçant sur le dos, puis en exerçant avec une pince une pression légère au niveau de l'insertion des deux pattes postérieures, ou bien en appuyant, de haut en bas, sur le métasternum. L'immobilisation est obtenue par une pression minimum de 5 grammes environ ; elle peut être provoquée à un moment quelconque du jour ou de la nuit, bien que plus facilement le jour : l'âge de l'animal ne joue aucun rôle marqué. Seules, les larves qui viennent d'éclore offrent quelques difficultés, tenant surtout à leur exiguité et au peu de résistance de leurs téguments. Dès la première mue, les larves atteignant une longueur de 17 millimètres, l'excitation du métasternum produit tout son effet. L'attitude n'est pas toujours la même ; le plus souvent, les membres antérieurs s'étendent en avant et se rapprochent, tandis que les moyens et les postérieurs s'allongent le long du corps ; mais, parfois, les moyens et les postérieurs demeurent plus ou moins écartés du corps.

Il convient d'insister sur le fait que l'immobilisation est presque impossible à obtenir si l'animal n'est pas sur le dos, les appendices éloignés de tout support. La mise en position dorsale et la libération des pattes de tout contact sont deux conditions préalables nécessaires ; mais ces conditions remplies, l'immobilisation est déterminée par une excitation périphérique nettement localisée, à la manière d'un véritable réflexe sensitivo-moteur.

Je souligne ce fait, absolument contraire aux affirmations de SCHMIDT, qu'il ne s'agit pas d'immobiliser un animal déjà frappé d'immobilité, mais un animal en marche, en pleine activité. L'effet peut être produit plusieurs fois de suite sur un seul et même individu, après qu'il a été mis en mouvement par un procédé que j'indiquerai plus loin.

L'Insecte ainsi immobilisé ne se comporte plus du tout comme l'Insecte qui stationne simplement immobile, fixé sur une branche ou accroché à une paroi. Déplacé, il ne bouge pas ; pris avec précaution par les fémurs ou les segments thoraciques, transporté d'un point à un autre, soulevé, reposé, déplacé de toutes les façons, il ne fait aucun mouvement. Un individu immobile,

mais non immobilisé, saisi de la même manière, s'agite aussitôt et se met en marche dès qu'il est posé sur un plan résistant. Aucune confusion n'est donc possible entre les deux états ; nous aurons d'ailleurs à y revenir. Seulement, l'activité normale des Phasmides, leur activité diurne surtout, étant fort limitée, il est aisé de prendre leur immobilité pour de l'immobilisation. Même, l'animal passe quelquefois d'un état à l'autre, sans que le passage se manifeste d'une façon quelconque, et l'on pourrait croire, en décrochant de son support un *Carausius* immobile, qu'il change simplement d'attitude. En fait, il change d'état et le changement ne passe inaperçu que grâce à l'immobilité habituelle des Phasmes.

Chez la plupart des autres Arthropodes le passage d'un état à l'autre est toujours perceptible, parce que, dans les conditions normales, ils ont une activité plus grande. La confusion ne peut plus se produire et nul ne s'aviserait, dès lors, d'affirmer que l'immobilisation apparaît spontanément, en dehors des conditions externes. L'analyse du phénomène en devient évidemment plus facile et l'on constate que, chez tous, l'immobilisation s'obtient, comme chez les Phasmes, par des excitations portant sur des zones périphériques déterminées. Néanmoins, bien que comparable, l'immobilisation présente, de l'un à l'autre, des modalités fort instructives à tous égards.

B. — *Les Zygènes et l'Euchélie*

Les Zygènes et l'Euchélie montrent, avec une particulière netteté, la nécessité d'éloigner les pattes de tout substrat pour obtenir l'immobilisation. Un choc sur la tête d'une Zygène ou d'une Euchélie en marche (*Zygana occitanica* VILL. *Z. fausta* L. *Z. transalpina* O ; *Hippocrita jacobææ* L.) provoque l'arrêt immédiat. Le Papillon fléchit sur ses pattes, il penche à droite ou à gauche, tout en demeurant agrippé à la fleur sur laquelle il se trouve, mais l'immobilisation n'est pas complète et l'animal se redresse presque aussitôt. On détermine une immobilité durable par une pression exercée soit à la racine de l'aile, soit sur l'un quelconque des fémurs ou sur l'articulation fémoro-tibiale. L'une ou l'autre de ces excitations provoque le reploiement immédiat

des pattes, qui abandonnent leur substrat ; le papillon tombe alors sur un côté. Lorsque, au bout d'un temps, les pattes ou les antennes commencent à être agitées d'un léger mouvement, signe d'une reprise d'activité, une simple pression sur le métasternum suffit pour prolonger l'immobilité. L'arrêt des mouvements, d'ailleurs, n'est pas toujours immédiat, en ce sens que, pendant quelques secondes, les antennes restent animées d'une lente oscillation.

Des essais renouvelés un très grand nombre de fois, sur plus de vingt individus, ont constamment donné le même résultat. L'existence du réflexe immobilisateur à point de départ localisé ne fait donc aucun doute.

Une expérience un peu différente montre bien qu'il ne s'agit pas d'un attouchement quelconque provoquant une réaction sensorielle ou psychique. L'expérience consiste à saisir la Zygène par l'extrémité distale de l'aile antérieure au moyen d'une pince. Ainsi maintenu, l'animal s'agite, remue vivement les pattes, bat des ailes. Tout en continuant à tenir le bout distal de l'aile, je comprime son extrémité proximale : aussitôt les pattes se replient contre le thorax et l'agitation cesse ; si je pose l'Insecte sur la table, il demeure immobile pendant 2 ou 3 minutes. Le même procédé permet de mettre en évidence l'effet de la compression des fémurs : saisies par les tarse d'une patte quelconque, les Zygènes ou l'Euchélie ne cessent d'agiter et les ailes et les autres pattes ; l'agitation cesse immédiatement à la suite de la compression du fémur de la patte maintenue ; les ailes retombent et les pattes s'appliquent contre le corps, sans secousse, et comme sous l'empire d'une force irrésistible.

Le réflexe sensitivo-moteur se produit aussi avec les antennes. Tenu par le bout distal de l'une d'entre elles, l'animal s'agite, puis devient immobile sans prendre d'attitude spéciale, s'agite à nouveau, s'arrête et ainsi de suite tant qu'il est maintenu de la même façon. Mais si, sans lâcher prise, je comprime l'antenne au niveau de son insertion, l'agitation cesse presque aussitôt, les ailes et les pattes prennent l'attitude caractéristique de la Zygène immobilisée. C'est le réflexe dans toute sa pureté. On ne l'obtient, d'ailleurs, qu'à la condition d'isoler les Zygènes de tout substrat. Pour peu que leurs tarse demeurent en contact avec la fleur, l'immobilisation cesse dès que cesse l'excitation. Nous avons

noté le même fait pour les Phasmes, nous le retrouverons encore et nous aurons à l'examiner de près.

C. — Les Charançons

Les Charançons, à leur tour, montrent des particularités importantes, dont la connaissance nous aidera pour l'analyse du phénomène. Les diverses espèces étudiées (*Larinus turbinatus* GYLL., *L. flavescens* GERM., *L. maculatus* MÉN., *L. leuzeæ* FABR., *L. stehelinæ* BEDEL, *Rhinocyllus conicus* FROELICH, *Balaninus venosus* GRAV., *Hypera globosa* FAIRM., *Pissodes notatus* F., *Lixus algerus* L.) se comportent de manière très comparable, à de légères différences près. Pour immobiliser l'un d'entre eux, il ne suffit pas de le saisir d'une façon quelconque ; pris entre les doigts, un *Larinus* agite ses pattes lentement, mais sans discontinuer, et imprime à son rostre un mouvement de va et vient ; placé sur la table, il se met aussitôt à marcher. A cet égard, rien ne le distingue donc des Phasmes ou des Zygènes : l'influence psychique qui pourrait résulter du fait d'être capturé n'entraîne pas l'immobilité. Par contre, si je laisse tomber l'Insecte sur le sol de façon à ce qu'il reçoive un choc assez violent, il demeure immobile. La durée de l'immobilisation et l'attitude varient suivant les cas : quand l'animal tombe sur la face ventrale, il se remet en marche un très court instant après la chute ; quand il tombe sur le dos ou sur le côté, il reste sur place sans bouger, les cuisses s'appliquent contre le corps, les tibias exécutent deux ou trois oscillations lentes, puis s'arrêtent en demi-flexion sur les cuisses, les antennes se replient, le scape dans le scrobe et le funicule le long du scape. Le Charançon est ainsi immobilisé dans une attitude recroquevillée.

Cette attitude correspond à une immobilisation produite par un certain mode d'excitation : elle résulte constamment d'une chute sur le dos ou d'un choc qui détache et éloigne les pattes d'un support. Mais le Charançon peut être immobilisé, pour une aussi longue durée, par un autre procédé ; il prend alors une attitude différente. Placés doucement sur le dos, un *Larinus*, un *Rhinocyllus*, un *Hypera* agitent leurs pattes et les agitent sans arrêt pendant un très long temps ; l'immobilité survient d'une

façon presque immédiate, dès qu'on exerce une pression sur le métasternum au moyen d'une pointe mousse. Parfois, surtout chez *Larinus maculosus*, la pression détermine d'abord quelques secousses spasmodiques des membres. L'immobilité parfaite leur succède néanmoins presque aussitôt, les membres en *extension complète*, les antennes repliées. Toutefois, la pression sternale ne suffit pas pour immobiliser *Pissodes notatus* ou *Balaninus venosus*, une excitation plus forte est nécessaire ; on l'obtient en exerçant, au moyen d'une pince, une pression bilatérale du thorax. Les pattes s'immobilisent en extension et l'attitude diffère peu de celle de *Larinus*.

En tout cas, cette attitude diffère notablement de celle que détermine un choc. Ni l'un ni l'autre, du reste, ne ressemble nécessairement à celle d'un Charançon mort, et cette différence corrobore les affirmations de DARWIN, confirmées par plusieurs auteurs, relativement à la diversité des attitudes que prennent les animaux « faisant le mort ». Nous avons ici, en outre, une précision nouvelle. L'attitude ne varie pas seulement d'un individu à l'autre, elle varie pour un même individu ; les variations ne se produisent pas au hasard, elles dépendent du point d'application de l'excitant externe. Existe-t-il deux voies réflexes différentes n'aboutissant pas aux mêmes muscles ou n'y aboutissant pas de la même manière ? S'agit-il d'une différence dans l'intensité de l'excitation ? Remarquons simplement que la double attitude souligne le caractère sensitivo-moteur du réflexe ; l'une et l'autre ne peuvent résulter que de la transmission passive d'excitations, en dehors de toute intervention sensorielle ou psychique.

Du reste, l'analyse de l'immobilisation provoquée, chez les Charançons, montre encore, par un autre côté, le caractère de ce réflexe. Une pression exercée sur le métasternum, entre les deux paires de membres postérieurs, immobilise parfois complètement ces appendices, tandis que les moyens, les antérieurs et la tête conservent des mouvements plus ou moins accentués. On fait rapidement cesser ces derniers en appuyant sur la ligne médiane du mésosternum, entre la paire antérieure et la paire moyenne d'appendices. A vrai dire, cette disjonction n'est ni constante ni fréquente et sa réalisation demande, sans doute, un concours de conditions difficiles à réunir ; je l'ai cependant réalisée plusieurs

fois ; cela suffit pour lui donner une importance que je mettrais plus loin en plein relief.

Enfin, les expériences sur les *Larinus* fournissent encore deux données utiles à retenir. Elles ont trait aux différences qui séparent *Larinus maculosus* de *L. turbinatus* et de *L. flavescens*. Les faits essentiels sont exactement les mêmes ; seulement *L. maculosus* possède une sensibilité telle que la moindre chute sur le dos provoque l'immobilisation, mais de courte durée. Si, au cours de cette immobilisation, on appuie sur le métasternum avec une pointe mousse, on détermine une secousse spasmodique des pattes qui interrompt l'immobilité pendant une fraction de seconde. Ce fait a son intérêt pour l'analyse du phénomène.

D. — *Chrysomela cerealis* L.

Les diverses particularités ainsi relevées chez les Charançons ne leur sont pas spéciales. A des degrés divers, et sous d'autres formes, nous les retrouvons chez d'autres Arthropodes. *Chrysomela cerealis* L., par exemple, prend, elle aussi, une attitude différente suivant l'excitation. Une pression digitale portant sur la face ventrale, l'Insecte étant sur le dos, provoque le repliement complet des appendices contre le corps ; une pression digitale légère et de courte durée, ou une pression localisée du métasternum avec une pointe mousse, ne provoque qu'une demi-flexion des cuisses sur les hanches et des tibias sur les cuisses. Quelquefois, les pattes antérieures seules prennent cette attitude, tandis que les autres s'appliquent contre le corps. Dans les deux cas, les antennes se rabattent le long du thorax. Chacune des attitudes correspond nettement ici à une différence d'intensité de l'excitation. La pulpe du doigt qui comprime touche les mêmes zones périphériques, mais elle appuie plus ou moins ; le stylet mousse exerce une forte pression, mais sur une étendue très restreinte. Pression légère sur une grande étendue, ou pression forte sur une petite étendue ne déterminent évidemment qu'une excitation faible relativement à celle que détermine une excitation forte sur une grande étendue, les voies de conduction demeurant les mêmes.

Tout comme les Insectes précédemment examinés, *Chrysomela cerealis* n'est pas immobilisée si on la prend entre les doigts sans secousse ni pression. En outre, toute pression exercée sur un individu en état d'immobilisation provoque un soubresaut spasmodique des appendices : les cuisses se soulèvent au-dessus du corps, les tibias s'étendent. Parfois, deux spasmes se succèdent à bref intervalle, puis l'immobilité revient et, généralement, durable.

Dans l'ensemble, les essais pratiqués sur *C. cerealis* fournissent donc des résultats qui concordent avec ceux que nous possédions déjà ; ils les corroborent et les éclairent en partie.

E. — *Dermestes holosericeus* TOUM.

De même en sera-t-il des essais pratiqués sur *Dermestes holosericeus* TOURN. Au sujet de cet Insecte et de ses pareils circulent des affirmations assez contestables. Suivant MAURICE GIRARD ⁽¹⁾ les Dermestes, « sensibles et prudents. » s'immobiliseraient au moindre bruit. L'Anthrène varié « replie ses pattes et semble mort quand on veut le saisir » ; *Dermestes vulpinus* F. « timide, s'arrête au moindre bruit, paraissant mort ; afin d'échapper au danger ». PIÉRON ⁽²⁾ rapporte qu'un Dermeste, sur lequel il a fait quelques expériences, ne s'immobilisait qu'en l'absence de tout abri possible dans le voisinage. Si cet abri existait, l'Insecte s'enfuyait et s'y cachait. Mis sur le dos, il s'immobilisait. Les influences sensorielles, auditives et visuelles, joueraient donc un rôle important chez ces Coléoptères.

Certes, je me garderai de vouloir ramener le comportement de tous les Dermestides à celui de *Dermestes holosericeus* et de prétendre infirmer, par les résultats obtenus avec celui-ci, les résultats obtenus avec ceux là. Néanmoins, la différence est telle entre ces résultats que, malgré tout, naissent des doutes assez sérieux. Chez *D. holosericeus*, l'absence totale d'influences sensorielles et le caractère purement sensitivo-moteur du réflexe d'immobi-

(¹) MAURICE GIRARD, Les métamorphoses des Insectes, *Bibliothèque des merveilles*, Paris, Hachette, 1879.

(²) H. PIÉRON, *op. cit*, 1904.

lisation ressort, avec évidence, de l'ensemble des faits. Ni les chutes sur le ventre, ni les chutes sur le dos ne provoquent l'immobilité ou ne provoquent qu'une immobilité fugitive. On n'obtient pas mieux en retournant *doucement* l'animal en marche. En le retournant *brusquement*, on y parvient quelquefois, et on y parvient assez souvent en le retournant *violemment* ou en le frappant sur la tête. J'ai procédé à ces divers essais sur la même table et dans les mêmes conditions d'éclairement, sans rien ajouter ou supprimer qui puisse jouer, pour l'Insecte, le rôle d'abri. L'immobilisation paraît donc difficile à obtenir par les moyens ordinairement employés. J'ai mis alors en œuvre les vibrations, en plaçant l'Insecte sur une plaque de tôle. Laissant le Dermeste se mettre en marche, je frappe un coup sec sur la tôle : l'Insecte ne s'arrête pas ; je frappe immédiatement au-dessous de lui : le choc le projette en l'air et il retombe sur le dos, mais il n'est immobilisé que si, retombant d'assez haut, il reçoit un choc brusque et violent. Enfin, pris et comprimé entre les mors d'une pince, le Dermeste ne cesse de remuer ses pattes et se remet en marche dès que l'étreinte se desserre.

L'échec de ces divers moyens pourrait donner à penser que l'Insecte « cherche » à fuir en constatant l'inutilité d'une feinte ; l'intervention des excitations sensorielles serait alors prépondérante. Pour ruiner une pareille interprétation, il suffit d'explorer méthodiquement l'excitabilité périphérique du Dermeste. Le plaçant sur le dos, je comprime avec un stylet mousse la ligne médiane du métasternum ; j'obtiens alors un résultat *immédiat* et *constant*, les pattes se plient en demi-flexion, la tête se rétracte ainsi que les antennes, l'immobilisation s'installe et dure plusieurs minutes. En changeant le point d'application de la pression, je détermine une immobilisation plus durable encore : la compression successive des tibias de deux ou trois pattes suffit à arrêter les mouvements ; mais si j'exerce, en outre, une pression métasternale tout en ramenant la tête vers le sternum, j'accentue l'immobilisation. La pression des tibias fixe les appendices en extension, la pression métasternale les ramène vers le corps. Je puis alors retourner l'animal de toutes les manières, sans provoquer aucun mouvement. Ainsi, l'immobilisation durable est obtenue chez cet Insecte, comme chez les précédents, par de sim-

ples excitations sensitivo-motrices, sans rapport nécessaire avec les excitations sensorielles.

F. — *Les Criocères*

Les Criocères à leur tour (*Crioceris asparagi* L., *C. 12-punctata* L. *C. lilii* Scop.) fournissent des données fort importantes. Remarquons, au préalable, que ces trois espèces vivent, à l'état adulte, dans des conditions très comparables, les deux premières sur les cladodes de l'Asperge cultivée, la troisième sur les feuilles de Lys. Toutes trois se comportent également d'une manière analogue, à des degrés divers. La moindre secousse imprimée à la plante suffit pour les faire choir, surtout *C. asparagi*. Souvent, alors, elles s'accrochent aux branches inférieures, mais souvent aussi, elles dégringolent jusqu'à terre où elles demeurent immobiles pendant un temps. Pour les saisir, quand elles sont fixées sur les cladodes, il faut user de précautions, placer la main de façon à les recevoir ou éviter d'agiter la plante. La sensibilité de *C. 12-punctata* et de *C. lilii* paraît un peu moindre et l'on peut les capturer plus facilement.

En dépit des différences qui les séparent, ces trois espèces se ressemblent au point de vue de l'immobilisation. Mieux vaut, cependant, les examiner séparément.

On immobilise expérimentalement *C. asparagi*, non par un choc proprement dit, mais par un déplacement, une secousse, brusque sans être violent, ayant pour résultat de mettre l'animal sur le dos. Ce procédé réalise, en somme, les conditions habituelles, l'animal tombant de sur les cladodes de l'Asperge brusquement, mais d'une faible hauteur relativement à sa masse.

Des excitations localisées produisent facilement le même effet. Je ne m'arrêterai pas sur l'immobilisation provoquée par une pression légère exercée avec le doigt, l'Insecte étant retourné sur le dos; ce moyen, d'ailleurs infaillible, ne présente qu'un médiocre intérêt au point de vue général, puisqu'il ne correspond pas à une localisation très précise. On met cette localisation en évidence de la façon suivante. L'animal étant en pleine activité, on refoule légèrement la tête avec un stylet mousse, puis

on frotte rapidement les antennes en les ramenant de haut en bas et d'avant en arrière ; on détermine ainsi l'arrêt. Retournée alors sur le dos, doucement ou brusquement, la Criocère est parfaitement immobilisée : les pattes s'appliquent étroitement contre le corps, les antennes se replient le long de la face ventrale.

Lorsque l'animal immobilisé recommence à se mouvoir, on rétablit et prolonge l'immobilité en caressant les antennes avec le stylet, à partir de leur insertion jusqu'à leur extrémité libre, et en les ramenant d'avant en arrière. La manœuvre réussit plusieurs fois de suite et montre nettement le point de départ de l'excitation inhibitrice.

C'est par une manœuvre analogue que l'on immobilise *C. 12-punctata*. C'est même la manœuvre qui réussit le mieux avec cette espèce. Moins sensible que la précédente, un choc, une chute, ou une secousse ne l'immobilisent pas à coup sûr. Lorsqu'on la renverse sur le dos, elle se retourne prestement ou, tout au moins, s'agite avec une grande vivacité. On l'arrête, cependant, en appuyant légèrement sur la tête de façon à la ramener vers le sternum et en frictionnant les antennes. Une seule des deux excitations ne semble pas suffire ou, plutôt, ne provoque pas une immobilité durable. Les faits, à cet égard, sont comparables à ceux que nous avons rencontrés chez les Dermestes où deux excitations consécutives, portant sur deux zones distinctes, assurent l'immobilité, un premier réflexe la provoquant, un second réflexe la prolongeant. Seulement, tandis que, chez les Dermestes, la seconde excitation modifie l'attitude donnée par la première, ici l'attitude ne change pas. Les faits sont comparables chez *C. asparagi* et *C. 12-punctata* ; seule l'attitude des deux espèces diffère légèrement. La première a les membres étroitement appliqués le long du corps, la seconde les a recroquevillés, les fémurs légèrement écartés de la paroi ventrale, les tibias fléchis sur les fémurs et les antennes ramenées le long du thorax.

Il ne s'agit évidemment là que d'une différence accessoire. Mais en voici une autre, d'un véritable intérêt quant à l'étude générale du phénomène. L'immobilisation de *C. asparagi* est complète, du moins extérieurement, dans la plupart des cas ;

l'immobilisation de *C. 12-punctata* n'est jamais que partielle. Si longtemps que l'Insecte demeure paralysé, l'arrêt des mouvements porte exclusivement sur la tête et le thorax, l'abdomen ne cessant pas un instant d'être le siège d'un rapide va-et-vient dans le sens dorso-ventral, accompagné du crissement bien connu des Criocères. Par aucun moyen je n'ai pu supprimer ce mouvement et j'ai tendance à penser qu'il est, en quelque mesure, provoqué par l'excitation périphérique, inhibitrice pour une partie du corps, dynamogène pour une autre partie. Dans tous les cas, qu'il s'agisse d'une immobilisation incomplète ou du double effet d'une seule et même excitation, cette apparente dissociation physiologique exclut toute idée d'intervention sensorielle, que pourrait suggérer le fait que la tête et les antennes sont le point d'application de l'excitant. Il convient de remarquer que l'excitant détermine le même résultat, quelles que soient les conditions extérieures, sur un animal très actif auquel un léger déplacement à droite ou à gauche permettrait de « fuir » : de très légers attouchements le paralysent donc d'une manière irrésistible.

Au surplus, l'immobilisation s'obtient également, chez ces Criocères, par une légère pression sternale ; cette pression joue, sur l'animal en décubitus dorsal, le rôle que la friction des antennes joue sur l'animal en décubitus ventral. Et même, la pression sternale est, seule, immédiatement efficace chez *C. lilii*. Cette espèce, en effet, diffère assez sensiblement des deux autres, en ce qu'elle n'est pas aussi facilement immobilisable. Un choc léger sur la tête ne l'arrête pas d'une manière sensible ; les différences, néanmoins, ne sont que de degré.

G. — Les Araignées

Des faits de même ordre ressortent de quelques essais pratiqués sur des Araignées : *Thomisus onustus* Wlk, *Misumena vatia* Cl., *Hericeus hirsutus* Wlk, *Epeira diademata* Cl., *Argiope bruennichi* Sel, *Tegenaria parietina* Fourc. Beaucoup d'autres se recroquevillent et demeurent immobiles, durant un laps de temps variable, lorsqu'elles reçoivent un choc ou subissent une secousse. Nombre d'entre elles, aussi, restent immobiles pendant

des heures et ne se mettent en mouvement que si une proie tombe dans leur toile ou passe à leur portée. La question soulevée par l'étude des Phasmes se présente donc de nouveau ici et nous aurons à examiner, plus loin, les rapports de cette immobilité habituelle avec l'immobilité provoquée. Il suffit, pour le moment, de constater qu'un choc, une chute d'une hauteur de 10 à 15 centimètres, déterminent l'immobilisation : les fémurs s'appliquent contre le corps et les tibias se placent parallèlement aux fémurs, les tarses reposant sur le sol *par leur face dorsale*. La bête peut être tournée et retournée, elle n'effectue d'autres mouvements qu'une sorte de spasme des pattes postérieures, sans reprise de l'activité.

L'immobilisation, dans la même attitude, est également provoquée, sans aucune difficulté, par une compression du céphalothorax. Il n'est d'ailleurs pas indispensable de placer l'Araignée sur le dos ; la situation dorsale ne prolonge nullement l'immobilité. Si l'on veut saisir l'animal par toute autre partie du corps, si on le capture même, il s'agite violemment et, parfois, se dégage. Ce sont donc bien, pour ces Arthropodes aussi, des excitations périphériques localisées, non sensorielles, qui provoquent une immobilisation véritable et durable.

H. — *Les Myriapodes*

Les Myriapodes, surtout les Chilognathes, présentent des phénomènes exactement superposables. Les expériences ont porté sur *Glomeris guttata* RISSO, *Iulus albipes* KOCH, *Schizophyllum mediterraneum* LATZ, *Leptoiulus belgicus* LATZ, *Polydesmus coriaceus* PORAT, *Polydesmus gallicus* LATZ, *Polymicrodon latzeli-gallicum* VERH. et *Polydesmus racovitzai* BR. ⁽¹⁾. Tous sont fort semblables au point de vue de la localisation des zones périphériques, mais ils se séparent nettement en deux groupes, au point de vue de l'attitude : les uns s'enroulent et les autres demeurent allongés, quoique immobilisés. Dans les conditions habituelles, un choc, un déplacement brusque détermi-

(1) Je dois la détermination précise de la plupart de ces Arthropodes à M. H. W. BROLEMANN et l'en remercie très cordialement.

nent cette immobilisation. Souvent, les Chilognathes s'enroulent ou demeurent immobiles sur place, lorsqu'on soulève la pierre qui les recouvre. Quoi qu'on en ait pu dire, ce fait ne signifie nullement que le passage de l'obscurité à la lumière joue un rôle en la circonstance. Si, par exemple, plusieurs *Leptoiulus belgicus* se trouvent sous la même pierre, en soulevant celle-ci on provoque l'arrêt des uns et non celui des autres ; quelques-uns même se mettent en mouvement. Les conditions d'illumination soudaine sont cependant exactement semblables pour tous, et si les excitations sensorielles intervenaient, tous les *L. belgicus* devraient devenir immobiles. Nous verrons que les rayons lumineux déterminent, au contraire, une excitation motrice. Tout dépend, en réalité, de la position que les individus occupent par rapport à la pierre au moment où elle est soulevée. Les uns, situés à son contact immédiat, subissent un déplacement brusque, les autres, logés dans une galerie peu profonde et séparés de la pierre par un intervalle d'un ou deux millimètres, ne subissent aucun déplacement ; si le soleil ne frappe pas directement leurs yeux, ils ne bougent pas. Il s'agit donc bien d'une excitation périphérique, distincte des excitations sensorielles proprement dites.

Le point de départ périphérique est le même pour tous les Chilognathes étudiés. Il siège dans les antennes, dans la partie latéro-dorsale de la région céphalique et des 4 ou 5 premiers segments. En comprimant ces diverses régions avec un stylet on détermine l'enroulement immédiat de *Schizophyllum mediterraneum*, de *Iulus albipes*, *Glomeris guttata*, et l'arrêt en position rectiligne de tous les autres. *Leptoiulus belgicus*, grâce à sa forme cylindrique, laisse apercevoir quelques détails : sous l'influence de la pression, l'animal cesse de marcher ; les mouvements des pattes continuent toutefois un instant, puis cessent progressivement à partir du point de pression, dans les deux sens. L'animal est alors immobilisé et l'on peut retirer le stylet. Les antennes continuent d'osciller pendant quelques fractions de seconde, puis la tête se replie légèrement en dessous, l'immobilisation totale est acquise. L'attitude est rectiligne ou faiblement ondulée. Souvent le corps subit une torsion légère, telle que les pattes d'un côté quittent le sol. Cette torsion résulte d'un spasme violent qui se produit au moment où la

pression cesse ; mais elle ne correspond nullement à la reprise de l'activité ; bien au contraire, l'immobilité s'installe et dure.

Les faits sont les mêmes avec tous les autres Chilognathes. Seule, l'excitation des segments précéphaliques ou des antennes entraîne l'immobilisation. Quand on saisit l'animal avec une pince par toute autre partie du corps, il ne s'enroule ni ne s'arrête, et si on le soulève, ses pattes continuent de se mouvoir. Ici encore, l'excitation sensorielle ne joue aucun rôle appréciable. A cet égard, du reste, je constate que la pression des antennes ne provoque souvent qu'une immobilisation incomplète, se manifestant, chez les espèces qui s'enroulent, par un enroulement limité à la tête et aux premiers segments.

I. — *Espèces diverses*

Sur un très grand nombre d'autres espèces connues pour « simuler la mort », j'ai obtenu des résultats comparables. Plusieurs ne méritent qu'une mention ; mais quelques-unes valent de nous arrêter.

a) *Stilbum splendidum* FAB., Chryside de forte taille, se met en boule à la suite d'un choc assez brusque ou de plusieurs chocs légers consécutifs. L'attitude est provoquée, presque instantanément, par contact ou pression de la tête ou du thorax. La pression céphalique est particulièrement efficace, elle arrête l'animal en pleine marche. Cette localisation pourrait entraîner à croire que l'excitation est d'ordre sensoriel, et que l'attitude prise résulte d'un phénomène psychique. Mais tout phénomène de cet ordre devrait se produire, ici comme ailleurs, dès que l'animal est capturé, quelle que soit la partie du corps par où s'effectue la capture. Or, en saisissant l'animal par l'abdomen avec une pince, soit latéralement, soit dorso-ventralement, ou en le frappant, même assez fort sur cette partie du corps, on ne l'arrête pas, du moins, on ne l'immobilise pas. Maintenu par l'abdomen ou par une aile, l'Insecte s'agite, et parfois vivement.

Entre les excitations qui portent sur l'abdomen et celles qui portent sur le thorax existe donc une différence essentielle. J'ajouterai que si l'attitude d'immobilisation est toujours la même, elle n'est cependant pas toujours tout à fait complète.

Parfois, thorax et abdomen, au lieu de se rabattre l'un sur l'autre, se rapprochent plus ou moins, de sorte que l'Hyménoptère n'est pas « enroulé », mais simplement courbé.

b) Je signale, sans y insister, un autre Hyménoptère, *Celonites abbreviatus* VILLERS qui prend, sous les mêmes influences, une attitude comparable à celle de *St. splendidum*, avec cette particularité qu'il engage ses ailes entre le thorax et l'abdomen, au lieu de les laisser libre au dehors.

c) *Cetonia aurata* L. mérite une mention spéciale. Quand on retire *doucement* un individu de la fleur dans laquelle il se trouve, il s'agite aussitôt, remuant pattes, tête, antennes ; quand on le retire *brusquement*, la tête et les antennes se replient, les pattes s'accolent au corps, l'animal demeure immobile et parfois pendant un assez long temps. Une fois revenu à l'activité, il semble difficile d'obtenir une nouvelle immobilisation. Une pression directe du sternum ne détermine guère qu'une immobilité de très courte durée, cessant souvent avant même que ne cesse l'excitation. A diverses reprises, en 1915, 1916 et 1917, j'ai obtenu le même résultat et, si paradoxale qu'elle me parut, je fus conduit à la conclusion que *Cetonia aurata* n'était pas immobilisable deux fois consécutives. J'admis même qu'elle ne l'était pas deux fois dans sa vie : j'avais, en effet, conservé des individus pendant plusieurs jours sans réussir, après un temps de repos, à les immobiliser ⁽¹⁾.

Ayant capturé, en 1918, huit individus, je les ai soumis à de nouveaux essais, afin de contrôler une conclusion très peu satisfaisante. Cette fois, j'ai pu constater que mes échecs provenaient du procédé mis en œuvre. *Cetonia aurata* est immobilisable, comme tous les autres Arthropodes « simulant la mort », par des excitations périphériques localisées. Seulement, les excitations *trop fortes* ne produisent pas d'effet, ou produisent à la fois deux effets antagonistes, de sorte que l'immobilisation ne s'ensuit pas. Par contre, les excitations *faibles et répétées* déterminent une immobilisation parfaite et durable.

La technique est alors la suivante : en appuyant *légèrement* à droite et à gauche de la ligne médiane du sternum, ou sur cette

⁽¹⁾ Etienne RABAUD. L'immobilisation réflexe des Arthropodes et des Vertébrés. *Revue générale des Sciences*, 1917.

ligne, on provoque le ralentissement des mouvements des pattes antérieures et moyennes ; puis, en frappant de tout petits coups, répétés à brefs intervalles, ou en frottant légèrement par un mouvement de va-et-vient, on complète l'immobilité de ces membres et on provoque celle des membres postérieurs. Parfois, cependant, ceux-ci ne s'arrêtent tout à fait qu'après une pression *très légère* exercée sur le fémur. *Cetonia aurata* rentre donc dans la règle générale, sauf que, pour elle, des excitations *itératives*, suivant le terme de L. LAPICQUE ⁽¹⁾, sont nécessaires.

d) *Nepa cinerea* L. présente aussi une particularité notable. Franck BROCHER, qui l'a étudiée en 1916 ⁽²⁾, se borne à noter son « attitude cataleptique » et ne donne aucun renseignement utile. Assurément, considérée en elle-même, l'immobilisation de la Nèpe ne diffère pas sensiblement de celle de tout autre Arthropode. Mais la Nèpe vivant habituellement dans l'eau, il importe d'examiner si ces conditions de milieu n'interviennent pas d'une manière ou d'une autre.

L'animal *hors de l'eau* et retourné sur le dos est immobilisé sans difficulté par pression sternale, pour une durée de plusieurs minutes. L'immobilisation s'obtient de la même manière quand l'animal reste *dans l'eau*, mais elle dure beaucoup moins ; la moindre secousse imprimée au récipient suffit pour provoquer l'activité. La différence est assez sensible, car la Nèpe immobilisée hors de l'eau peut être déplacée, transportée, sans qu'elle fasse le moindre mouvement. Ce qui est plus remarquable encore, c'est l'effet produit par le changement de milieu : la Nèpe en état d'activité est immobilisée par le fait même qu'elle est retirée de l'eau ; inversement, la Nèpe immobilisée hors de l'eau reprend toute son activité dès qu'on la replonge dans l'eau. C'est un fait d'un haut intérêt, sur lequel nous aurons à revenir et dont il faut, dès maintenant, indiquer le déterminisme immédiat. Ce déterminisme n'est certainement pas le changement de milieu en tant que tel, mais bien la nature, la fréquence ou l'intensité des excitations que l'Insecte reçoit en pénétrant dans l'air ou dans l'eau, et qu'il continue à recevoir une fois qu'il est parvenu

(1) L. LAPICQUE. Excitabilité des nerfs itératifs ; théorie de leur fonctionnement. *C. R. Acad. Sci.*, 1912, t. CLV.

(2) Frank BROCHER. La Nèpe cendrée. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. LIV, 1916.

dans l'un ou l'autre milieu. L'eau exerce, entre autres actions, des frottements continus plus intenses que ceux que l'air calme peut exercer. Le passage dans l'air, entraînant la suppression de certaines excitations, crée des conditions nouvelles qui facilitent l'immobilisation.

Les circonstances ne m'ont pas permis de faire des essais analogues sur d'autres Insectes aquatiques, et je n'ai trouvé aucune indication précise dans les mémoires de BROCHER sur *Nepa* ou de HOLMES sur *Ranatra*. Ces auteurs ont étudié des animaux aquatiques en dehors de l'eau, supposant implicitement que l'air et l'eau constituaient deux milieux analogues.

e) Voici maintenant l'indication sommaire de quelques particularités relatives à divers autres Arthropodes qui « simulent la mort ».

Podagrica fuscicornis L. se déplace par sauts. Quand il retombe sur le dos, ce qui arrive assez souvent, ce Coléoptère est immobilisé pour quelques fractions de seconde. Expérimentalement, on obtient le même résultat par pression sternale et l'on assure l'immobilité en ramenant, par pression légère, les antennes le long du corps; il est nécessaire que l'animal soit sur le dos, fait que nous avons constamment rencontré et dont nous verrons la signification.

Timarcha interstitialis FAIRM devient également immobile par pression sternale; mais les antennes restent allongées et en mouvement. On complète l'immobilité en appuyant sur le premier article des antennes, de façon à ramener l'appendice tout entier le long du corps. Ce Coléoptère présente donc, à son degré le plus accusé, le phénomène que nous avons constaté chez *Crioceris asparagi* et *Podagrica fuscicornis*.

Oxythyrea funesta PODA vit généralement enfoncé dans les fleurs, surtout dans les capitules des Composées, et le moindre contact paraît l'immobiliser, du moins le contact des doigts qui le saisissent. Tout dépend, en réalité, de la partie du corps sur laquelle s'appliquent les doigts. Généralement, ceux-ci portent principalement sur le thorax de l'animal qui a perdu contact avec tout substrat. Or, si nous prenons avec une pince à mors étroit un individu quelconque de cette espèce de Coléoptère, nous ne l'immobiliserons que si les mors portent sur le thorax, et plus spécialement sur le prothorax. Mais alors nous l'immo-

biliserons à coup sûr ; les pattes se replient, s'appliquent contre le corps et l'immobilisation s'installe, que l'animal repose sur la face ventrale ou sur la face dorsale ; elle dure simplement davantage dans cette dernière position. On obtient le même résultat, avec la même attitude, l'Insecte étant sur le dos, par pression sternale.

C'est encore par pression bilatérale au niveau du thorax que l'on immobilise *Malacosoma lusitanica* L. L'Insecte replie ses pattes contre le corps, ramène ses antennes en arrière. On produit le même effet par pression des antennes. L'une et l'autre excitation détermine une immobilisation durable, bien que toujours précédée d'un mouvement spasmodique très caractérisé : les membres s'étendent brusquement, puis se replient lentement et l'immobilité s'installe.

Oedemera nobilis Scop, Coléoptère extrêmement agile, devient tout à fait inerte quand on le saisit entre les doigts. Ce résultat provient de l'excitation de zones inhibitrices analogues à celles que je viens de mentionner : pression des antennes, compression bilatérale du thorax ou pression légère du sternum.

Quant à *Lampyrus noctiluca* L., peu d'Insectes sont aussi facilement immobilisables. Des excitations portant sur presque toutes les parties du corps entraînent la suppression complète et durable des mouvements, à la condition, cependant, que l'animal soit en décubitus dorsal. Il faut, en outre, que les excitations, sans être violentes, soient un peu accentuées. Les deux sexes se comportent de la même manière, aussi bien que les larves. Les excitations les plus efficaces sont celles qui portent sur la région céphalo-thoracique ; elles le deviennent de moins en moins à mesure qu'elles se rapprochent de l'extrémité abdominale.

Enfin, *Coræbus rubi* L. et divers autres Buprestes ; *Colobri-cus marginatus* LAT ; *Epilachna argus* FOURC ; *Semiadalia 11-notata* SCHMID ; *Coccinella 7-punctata* L. et la plupart des Coccinellides, sinon tous, sont facilement immobilisés par pression du sternum, une fois placés sur le dos. Chez tous, les pattes se replient contre le corps.

J'ai également fait quelques essais sur les Isopodes terrestres, mais je ne les ai pas poursuivis longtemps, car il existe une cause d'erreur difficilement évitable : une fois extraits de sous

les pierres, ces Crustacés se dessèchent assez vite, les branchies, tout spécialement, fonctionnent mal et bientôt on ne discerne plus bien si l'immobilisation résulte d'une excitation périphérique ou d'un état d'asphyxie plus ou moins accusé. Le peu que j'aie pu voir me permet d'admettre que ces Arthropodes sont également immobilisables par des excitations localisées, mais je ne saurais rien affirmer touchant le siège de ces localisations. J'ai seulement constaté, d'une manière indubitable, que les influences sensorielles ne jouent pas plus de rôle chez ces Isopodes que chez les Arthropodes précédemment étudiés. En effet, quand on soulève la pierre qui les recouvre, quelques-uns restent sur place, mais nombre d'autres se mettent en mouvement. La raison est la même pour eux que pour les Myriapodes.

2. Arthropodes qui ne « simulent pas la mort »

Les résultats obtenus sur les Arthropodes « simulant la mort », le fait que l'immobilité correspondait à un réflexe indépendant des influences sensorielles, qu'il partait d'une zone périphérique nettement définie, amenaient à penser que le phénomène ne dérivait pas d'une propriété spéciale à quelques Arthropodes, mais d'une propriété fondamentale du système nerveux des Arthropodes en général, se manifestant d'une manière différente suivant les espèces.

Soumettant cette idée au contrôle expérimental, j'ai entrepris de retrouver le réflexe immobilisateur chez un très grand nombre d'Arthropodes, surtout des Insectes, appartenant à tous les groupes, et au hasard des rencontres. L'idée se trouvait juste : par une exploration méthodique de la surface du corps, j'ai pu mettre en évidence, chez presque tous sinon chez tous, les zones périphériques dont l'excitation détermine une immobilisation plus ou moins durable.

A. *Les Lépidoptères*

Les Lépidoptères rhopalocères, que l'on capture si facilement, se présentaient naturellement comme le matériel le plus com-

mode. Ma première expérience a porté sur *Epinephele tithonius* L.; elle a réussi au delà de mes espérances. J'ai, tout d'abord, remarqué qu'en saisissant l'Insecte entre le pouce et l'index par la racine des deux ailes antérieures rapprochées, on déterminait le repliement des pattes sur le corps et l'immobilité. Restait à savoir si cette immobilité survivait à l'excitation : posant doucement le Papillon, ailes fermées, sur la main, je constatai qu'il demeurerait complètement inerte pendant un assez long temps. Modifiant le procédé, je pinçai les deux ailes d'un même côté au ras du corps ; cette excitation déterminant aussi l'immobilité, je pus déposer le Papillon sur le dos, les ailes étalées et sans aucun mouvement des appendices.

Cette première expérience faite, je l'ai recommencée un nombre considérable de fois, avec le même succès, sur plusieurs espèces. *Epinephele jurtina* L., *Canonympha pamphilus* L., *C. arcania* L., *Pararge ægeria* L., *P. megæra* L., *Satyrus semele* L., *S. briseis* L., *S. hermione* L., *Melanargia galatea* L., *Argynnis dia* L., *Leptidia sinapis* L. sont immobilisables avec une surprenante facilité : une pression, même peu accusée, de la racine des deux ailes suffit pour supprimer toute activité.

D'autres Lépidoptères sont également immobilisables, bien qu'un peu moins facilement. Chez eux, la simple pression de la racine des ailes entraîne également le repliement des pattes et arrête les mouvements ; mais cet effet ne dure qu'autant que dure l'excitation. Sitôt posé sur la table d'expérience, l'Insecte s'envole. Il faut alors, ou bien le placer sur le dos et appuyer fortement avec les doigts sur la racine des ailes, à droite et à gauche ou, plus simplement, exercer sur le sternum, au moyen du stylet mousse, une pression de quelques grammes. Parfois même, deux excitations simultanées sont nécessaires, l'une sur le sternum, l'autre sur les deux côtés du thorax pris entre les mors d'une pince, suivant le procédé que j'ai nommé *excitation conjuguée* ⁽¹⁾. *Pieris napi* L., *P. rapæ* L., *P. brassicæ* L., *Colias hyale* L., *Colias edusa* FABR, *Melitæa athalia* ROTT appartiennent à cette dernière catégorie. D'autres subissent plus rapidement l'effet des excitations : *Pyrameis cardui* L., *Polygonia*

(1) Etienne RABAUD, Généralité du réflexe d'immobilisation chez les Arthropodes, *Soc. de Biol.*, 1916.

C. album L., *Argynnis paphia* L., *Limenitis camilla* L.

J'ai obtenu un résultat analogue avec diverses espèces de l'ancien groupe des Hétérocères : *Agrotis C. nigrum* L., *Plusia gamma* L., *P. festucae* L., *P. microgamma* L., *Strenia clathrata* L., *Hepialus sylvinus* L. Leur immobilisation s'obtient avec une facilité relative. D'autres, tels que *Macroglossa stellatarum* L., *Lasiocampa quercus* L., *Catocala sponsa* L., *Aspilotes ochrearia* Rossi sont également immobilisables, mais il faut une forte excitation, soit en appuyant sur une assez large surface des ailes, soit par excitation conjuguée prolongée. Chez eux, néanmoins, le réflexe existe avec netteté et c'est, en somme, le fait essentiel.

Le seul Microlépidoptère sur lequel j'aie pratiqué un essai, *Mecyna polygonalis*, s'est montré facilement immobilisable par pression des ailes. Je rappelle, en outre, que la plupart des chenilles s'enroulent et restent longtemps enroulées, quand on touche la tête ou le premier segment.

Le réflexe existe aussi chez différents autres Lépidoptères ; mais il se présente avec des particularités diverses que nous examinerons ultérieurement.

B. Les Orthoptères

En recherchant le réflexe chez les Orthoptères, je me suis tout d'abord inspiré des résultats obtenus chez les Lépidoptères et j'ai tenté de les immobiliser par pression de la racine des élytres et des ailes. Ce procédé n'a donné aucun résultat, en dépit d'essais souvent renouvelés. Fallait-il admettre que le réflexe manquait dans tout un groupe d'Insectes ? La conclusion paraissait peu probable *a priori* ; suivant toute vraisemblance, la zone périphérique sensible siégeait ailleurs et il convenait de poursuivre les investigations. Je fus ainsi conduit à remarquer que lorsqu'on tient un Acridien entre les doigts par le thorax, sans le serrer, l'animal est entièrement immobilisé. Cette remarque conduisait aussitôt à penser que la surface latérale du thorax était une zone d'excitation inhibitrice. Plaçant alors l'Acridien sur le dos, je le comprimais légèrement entre les mors d'une pince ; les pattes se repliaient aussitôt, seulement l'acti-

tivité reprenait dès que l'excitation cessait. Je fus, par suite, amené à essayer, chez ces Arthropodes, l'excitation sternale qui réussit chez tant d'autres. Elle aussi provoquait l'immobilité, mais ne persistait pas davantage après cessation de l'excitation. Pour obtenir une immobilisation durable, il faut, très généralement, pratiquer à la fois l'excitation du thorax et celle du sternum, l'*excitation conjuguée*, dont j'ai parlé à propos des Lépidoptères. La seule difficulté est de maintenir l'animal sur le dos, une fois immobilisé ; on y parvient, soit en rabattant les fémurs postérieurs qui font office de soutien, soit en disposant au préalable l'animal dans une gouttière peu profonde. Le décubitus dorsal n'est d'ailleurs pas indispensable ; une fois l'animal immobilisé, on peut le laisser choir tout doucement sur le côté : il y demeure sans bouger.

Mes premiers essais ont été faits avec *Sphingonotus cærulans* L. ; je les ai immédiatement étendus à plusieurs autres Acridiens : *OEdaleus nigrofasciatus* DE GEER, *OEdipoda miniata* PALLAS, *OE. cærulescens* L., *Caloptenus italicus* L., *Epacromia strepens* LAT., *Stenobothrus bicolor* CHARP. *St. pulvinatus* FISCH. de W., *St. nigromaculatus* H. S. *St. longicornis* LAT. Pour tous, l'excitation bilatérale est indispensable, elle est l'excitation principale qui immobilise les pattes ; l'excitation sternale seule ne suffit jamais. Quelque fois, chez certains individus plutôt que chez certaines espèces, l'excitation bilatérale seule assure l'immobilité. Des individus ainsi sensibles se rencontrent surtout parmi les *Stenobothrus*.

Il était naturellement tout indiqué de pratiquer des essais analogues sur d'autres Orthoptères ; ils ont réussi chez tous ceux que j'ai rencontrés : *Tylopsis lilifolia* FABR., *Ephippiger rugosicollis* RAMBUR, *Platycleis grisea* FABR., *Decticus albifrons* FABR., *Locusta viridissima* L., *Conocephalus nitidulus* SCOP., *Xiphidium fuscum* FABR., parmi les Locustiens, tous immobilisables par excitation conjuguée pour une durée variable. Deux Gryllides, *Nemobius sylvestris* FABR., *Liogryllus campestris* L. ; trois Forficulides *Anisolabis mæsta* GENÉ, *Labidura riparia* PALL. *Forficula auricularia* L., ont été également immobilisés. *Anisolabis mæsta* et *Labidura riparia* sont particulièrement sensibles, en dépit de leur agilité : il suffit de les saisir avec la pince au niveau du thorax ; on peut aussi les retourner en les prenant par une

patte et pratiquer l'excitation sternale. Quant à *F. auricularia*, elle est immobilisable par une pression *très localisée* du prosternum, le thorax étant maintenu à droite et à gauche. Parfois même, cette excitation ne détermine pas une immobilité complète et les antennes continuent à se mouvoir. Il faut alors comprimer légèrement l'antenne à sa base. Mais la seule excitation de l'antenne, l'animal étant en état d'activité, ne provoque nullement l'immobilité, à moins qu'elle ne soit très longtemps prolongée.

Enfin, parmi les Mantides, *Mantis religiosa* L. et *Empusa egea* CHARP sont immédiatement immobilisés par excitation conjuguée. Avec certains individus, il suffit de saisir les pattes ravisseuses, de les appliquer un peu fortement l'une contre l'autre en les ramenant vers le prothorax, l'animal étant sur le dos, pour arrêter tout mouvement.

D'autres Orthoptères fourniraient vraisemblablement des faits du même ordre.

C. Les Coléoptères

Les Coléoptères en fournissent un nombre considérable, et non des moins instructifs par leur diversité. La très grande majorité de ceux que j'ai essayés manifestent très nettement le réflexe immobilisateur, et, chez certains d'entre eux, cette manifestation surprend au premier abord. S'il est, en effet, fort curieux de réduire un Papillon à l'immobilité complète, et par une pression très légère, il ne l'est pas moins d'obtenir le même résultat, par le même procédé, avec tel Coléoptère d'une extrême agilité.

a) Les *Carabiques* ⁽¹⁾ sont de ce nombre. Peu d'Insectes courent sur le sol avec plus de rapidité que les *Nebria* ou les *Harpalus* ; or, quand on saisit avec une pince les pattes de *Nebria psammodes* ROSSI, d'*Harpalus serripes* QUENS, de *Pæcilus dimidiatus* OL., *Calathus fuscipes* GÖTZE, l'animal s'arrête incontinent, les tibias pliés sur les fémurs. On peut alors le soulever, le poser sur le dos ou même sur les tibias repliés, il ne bouge

⁽¹⁾ La plupart des Coléoptères dont il est ici question ont été déterminés par M. L. BEDEL que je remercie cordialement.

plus : cette simple excitation a suffi. Sur quel membre ou quel segment de membre faut-il qu'elle porte exactement ? Les appendices des trois paires paraissent tous sensibles, mais à des degrés différents ; la pression des pattes postérieures produit l'effet le plus immédiat et le plus efficace, les moyennes viennent ensuite, puis les antérieures. Quant à chaque patte prise en particulier, l'excitation de son segment fémoral ou tibial produit exactement le même effet ; par contre, l'excitation du segment tarsal ne produit aucun effet d'immobilisation.

La sensibilité de ces animaux est donc très grande ; elle l'est assez, en tout cas, pour se manifester en dehors des excitations expérimentales. Quand on soulève la pierre qui recouvre *Nebria psammodes*, cet animal reste parfois immobile pendant un instant, légèrement dressé sur ses pattes. Ce temps d'arrêt, si court soit-il, permet de le capturer avec une pince, comme je l'ai dit. Le fait n'a pas passé inaperçu et les naturalistes le traduisent en disant que l'Insecte est « étonné » ou « surpris » par la brusque irruption de la lumière. Tout ce qui précède permet de dire que l'éclairement, ni aucune autre influence sensorielle n'entre en ligne de compte. L'ébranlement, quelque choc provoqué par le soulèvement de la pierre, suffisent pour expliquer cette brève immobilisation. Du reste, une chute un peu violente provoque un résultat analogue chez *Harpalus serripes*.

L'ensemble de ces faits donne immédiatement à penser que la surface fémoro-tibiale des six appendices n'est pas la seule localisation du réflexe immobilisateur. Effectivement, la pression du sternum produit, elle aussi, l'arrêt des mouvements.

L'excitation du sternum ou celle des appendices donne exactement les mêmes résultats chez *N. psammodes*, *P. dimidiatus* et *C. fuscipes*. Par contre, l'excitation du sternum détermine une immobilisation plus durable que celle des appendices chez *H. serripes*. La différence est surtout marquée chez *Brachynus crepitans* L. et *B. explodens* Duft. La pression des fémurs, et plus spécialement des fémurs postérieurs, entraîne l'immobilité, les tibias se replient en angle droit. Mais l'arrêt ne survit pas à l'excitation et, dès que celle-ci cesse, l'activité reprend. Au contraire, une pression, même faible, exercée sur le sternum provoque le repliement immédiat des pattes, et l'immobilité persiste plusieurs minutes après que le stylet a été écarté.

D'autres Carabiques sont immobilisables, mais ne le sont guère que par excitation conjuguée, tels *Ophonus puncticollis* PAYK, *O. rotundatus* DÉJ., *Amara montana* DÉJ., *Olisthopus rotundatus* PAYK, *Steropus madidus*, *Nebria cursor* MULLER, *Ditomus clypeatus* ROSSI, *Harpalus distinguendus* DUFL. ⁽¹⁾. L'une des deux excitations n'est pas toujours indispensable, mais l'excitation des membres ne produit jamais de résultat. *Steropus madidus* mérite une mention spéciale, car son immobilisation présente une particularité dont nous avons déjà rencontré des exemples et à laquelle j'attache une grande importance. Lorsque le mouvement des pattes a été arrêté par excitation simple ou conjuguée, suivant le cas, les antennes, voire la tête entière, demeurent généralement animées d'oscillations marquées. Ces oscillations ne cessent que par l'effet d'une pression légère, presque une simple friction exercée sur les antennes, en les ramenant d'avant en arrière le long du corps. Mais cette excitation ne donne un résultat que si le Carabe est déjà immobilisé par une autre excitation; sur l'animal actif, la friction des antennes n'arrête ni ne ralentit les mouvements; leur pression même, provoque une contraction violente.

Mes essais ont encore porté sur deux autres Carabiques qui, tous deux, possèdent incontestablement le réflexe, bien que l'immobilité soit difficile à obtenir. Chez *Carabus hispanus* F., l'immobilisation ne dure qu'autant que dure l'excitation conjuguée, pression bilatérale de la tête et pression du prosternum. Chez *C. purpurascens* L., l'immobilisation survit à l'excitation, à la condition que celle-ci s'exerce de la façon suivante : pression du mésosternum d'une part, extension forcée de la tête d'autre part, en appuyant au bord de l'articulation. L'immobilisation ainsi provoquée peut durer plus de deux minutes.

b) Les Staphylinides eux aussi, possèdent le réflexe immobilisateur, du moins les trois espèces que j'ai pu essayer.

Pæderus littoralis GRAV., Insecte très agile, reste immobile, pendant quelques secondes à peine il est vrai, à la suite d'une excitation de la région prosternale ou mésosternale. *Staphylinus*

⁽¹⁾ J'ai également immobilisé, par pression des segments thoraciques, une larve de Carabique, probablement *Calosoma sycophanta* L.

picipennis FABR. est immobilisé d'une façon durable, soit par pression sternale, soit par pression thoracique bilatérale, la première étant nettement plus efficace que la seconde. *Ocypus olens* MULLER, enfin, animal extrêmement vif, difficile à maintenir, est immobilisable par la manœuvre suivante : le saisissant par une partie quelconque du corps, je le renverse sur le dos, j'appuie sur le sternum avec le stylet mousse et je serre la tête entre les mors d'une pince. Maintenu ainsi pendant quelques secondes, le Staphylin cesse tout mouvement. L'excitation conjuguée est indispensable ; l'excitation isolée du sternum ou des parties latérales de la tête ralentit les mouvements sans les arrêter ; la pression bilatérale du thorax ne produit aucun effet ; la pression des pattes et des antennes, des antennes surtout, provoque une contraction violente, l'animal se retourne, saisit la pince et se tord en tous sens. Une fois immobile, il peut le rester très longtemps — jusqu'à 30 minutes — les pattes repliées mi-fléchies, les antennes allongées dans le prolongement du corps, les mandibules ouvertes.

c) Je signale enfin cinq autres Coléoptères, tous cinq nettement immobilisable.

Ragonycha fulva FAB. est un Insecte à mouvements rapides, qui s'envole facilement à la moindre secousse. Or, il est immobilisable par pression bilatérale du thorax. Il replie les pattes, recourbe la tête en dessous, ainsi que l'abdomen. La pression des antennes produit un effet très semblable. *Trichodes alvearius* F., se comporte d'une manière assez analogue, sauf qu'il est peu sensible à la pression des antennes.

Ontophagus ovatus L., devient immobile par pression sternale ou thoracique, l'une des deux suffit. La tête, les antennes et les pattes se replient.

Geotrupes stercorarius L. cesse toute activité à la suite d'une excitation conjuguée : pression légère du métasternum, extension complète de la tête obtenue en appuyant sur l'extrémité antérieure. L'intensité de l'excitation a ici une grande importance, car une pression trop forte du métasternum produit une excitation mobilisante. On accentue l'immobilisation en pressant légèrement la tête entre les mors de la pince.

Galerucella luteola MULL. est immobilisable au moyen de la pression des antennes. Quand on saisit par l'une d'elles un indi-

vidu en marche, il s'arrête, s'arc-boute et se soulève sur ses pattes. Il demeure ainsi tant que la pression dure, sans abandonner son substrat. Dès que la pression cesse, l'Insecte se remet en marche, d'abord lentement, puis de plus en plus vite, l'accélération augmentant rapidement. Si, au lieu de laisser l'animal accroché à son substrat, on le retourne sur le dos, il demeure immobile. Une pression du sternum ou du thorax aboutit au même résultat, quand l'animal est en décubitus dorsal.

Ce Coléoptère n'épuise pas la liste de ceux sur lesquels ont porté mes essais. Mais chez ceux dont il me reste à parler, l'immobilisation affecte une allure particulière : nous les retrouverons ultérieurement.

D. — *Les Hémiptères*

On peut également immobiliser les Hémiptères les plus variés. Chez eux, le point de départ du réflexe siège fréquemment dans les antennes, au niveau du scape. C'est le cas de *Pyrrhocoris apterus* POD., *Camptopus lateralis* GERMAR, *Microtoma echii* FABR., *Staria lunata* HAHN., *Piezodorus incarnatus* GERMAR, *Stenocephalus nugax* L., *Lygæus familiaris* FABR., *Enoplops scapha* FABR., *Carpocoris verbasci* DE GEER. Chez certains d'entre eux, on observe des phénomènes comparables à ceux que j'ai indiqués pour *Galerucella luteola*. Chez les mêmes Insectes, et aussi chez *Gerris paludum* FABR., la pression des fémurs ou des tibias, plus spécialement au niveau de l'articulation tibio-fémorale, détermine également l'immobilité. Tous, en outre, sont immobilisables par pression sternale ou thoracique.

Pour d'autres espèces, la pression sternale est plus particulièrement efficace et provoque une immobilisation durable, surtout quand elle porte sur le prosternum, entre les hanches antérieures. C'est le cas de *Graphosoma lineatum* L., *Palomena viridissima* POD., *Nezara millierei* MULS, *Piezodorus incarnatus* GERMAR, *Pirates stridulus* L., *Prostemma sanguineum* ROSSI. Chez eux, l'excitation des antennes ne produit pas toujours l'arrêt. Enfin, chez *Ælia rostrata* DE GEER, l'immobilisation est bien obtenue par pression sternale, mais elle est utilement complétée par la pression des

antennes. Les pattes se recroquevillent alors et l'animal reste sur le dos sans bouger.

E. — *Les Diptères*

Des essais pratiqués sur des Diptères de divers groupes m'ont donné un résultat positif. Pour plusieurs d'entre eux, il suffit de les placer sur le dos et de comprimer entre les mors d'une pince l'une des deux ailes, tout à fait à sa racine. J'ai immobilisé par ce procédé *Phasia crassipennis* F. var. *strigata* GIRSEHN, *Villa (Anthrax) halteralis* KOWARD, *Syrphus balteatus* DE GEER, *Chrysoschroma (Sargus) bipunctatus* SCOP., *Volucella zonaria* POD. Quelquefois, il faut exercer simultanément la pression sur les deux ailes à leur racine (*Leptis tringaria* MEIG., *Bombylius minor* L.) et, parfois encore il est nécessaire de pratiquer une excitation conjuguée (*Chrysozona italica* MEIG., divers Tipulides et Culicides ⁽¹⁾), comprenant la pression des ailes et la pression bilatérale du thorax ou la pression sternale.

Chez tous, la position dorsale est la condition préalable, nécessaire à toute immobilisation durable. L'animal demeure sur place, les pattes recroquevillées, voire pliées contre la face ventrale. Deux autres Diptères du groupe des Asilides feront l'objet d'une étude spéciale dans l'un des chapitres suivants.

F. — *Les Hyménoptères*

L'ordre des Hyménoptères ne m'a fourni qu'un petit nombre de sujets. La raison en est que la plupart d'entre eux offrent d'assez grandes difficultés de manipulation, soit en raison de l'exiguité de leur taille (Fourmis en particulier), soit en raison des piqûres qu'ils peuvent faire. Néanmoins, j'ai obtenu quelques résultats qui permettent de penser que ces Insectes possèdent aussi le réflexe immobilisateur.

Si l'on parvient, par exemple, à maintenir sur le dos un

(¹) Tous les Diptères ont été déterminés par mon savant confrère le Dr VILLENEUVE, auquel j'adresse mes remerciements renouvelés.

Anthidium manicatum LAT., et que l'on appuie assez fortement avec le stylet mousse sur le sternum, on arrête tout d'abord le bourdonnement, puis, en maintenant la pression, on arrête en outre tout mouvement. L'Insecte reste sur le dos, immobile, et son immobilité peut se prolonger pendant 3 minutes. La pression des ailes ne produit aucun effet.

De même, chez deux Tenthredines du groupe des Hylotomes, la pression sternale ou thoracique provoque, sans aucune difficulté, une immobilisation durable. Rien n'est, en effet, plus facile que de maintenir ces Insectes sur le dos. La pression des ailes est sans effet.

Avec quatre espèces de Fourmis ⁽¹⁾ *Formica rufibarbis* F., *Camponotus æthiops* LITT., *C. fallax* NYL., *Formicina flava* FAL., j'ai obtenu l'immobilisation en comprimant une antenne à courte distance de la tête. L'excitation détermine la contraction des membres et la flexion de l'abdomen sur le thorax. L'immobilisation survit un temps variable à l'excitation, parfois elle cesse en même temps. La pression d'un membre aboutit au même résultat dans certains cas chez ces espèces, et chez d'autres qu'un accident ne m'a pas permis de déterminer. Chez quelques autres, je n'ai pu mettre le réflexe en évidence.

Par contre, j'ai réussi une fois, en exerçant une très forte pression sur le sternum, à immobiliser un *Philanthus apivorus* mâle. L'immobilisation était complète pour le thorax, la tête et les divers appendices, mais l'abdomen restait animé de mouvements de va-et-vient assez étendus. Ce fait unique permet d'affirmer que le réflexe inhibiteur existe chez ces Insectes ; nous trouverons ultérieurement d'autres raisons de penser ainsi.

Je signalerai, enfin, le cas d'un minuscule Chalcidien, parasite d'un Diptère (*Urophora stylata*). Cet Insecte saute et retombe souvent sur le dos ; il demeure alors immobile durant un court instant. Un choc un peu brusque l'immobilise également ; mais, en raison de sa petitesse, je n'ai pu explorer la surface de ses téguments, ni trouver les localisations périphériques du réflexe.

(1) Obligeamment déterminées par M. J. BONDROIT, auquel je renouvelle mes remerciements.

G. — *Les Névroptères et les Odonates*

L'immobilisation existe chez les Névroptères et ne diffère guère de celle des Arthropodes dont l'étude précède. Par pression des ailes à leur insertion, on immobilise *Ephemera vulgata* L., *Baetis bioculatus* L., et diverses autres Ephémères. Cette même excitation ne suffit pas pour les espèces du genre *Sialis*; chez elles, la localisation la plus nette siège dans les téguments thoraciques et l'immobilisation résulte d'une pression bilatérale du thorax. La pression sternale est moins efficace. De même, pour *Myrmeleon appendiculatus* LAT.

Les Panorpes et les Chrysopes, ceux-ci surtout, méritent une mention spéciale. Si l'on comprime la *racine* de l'aile de *Chrysopa vulgaris* SCHN., de *Ch. chrysops* L. ou de *Panorpa communis* L., on fait dégorger l'animal et on provoque une contraction violente du corps tout entier qui se courbe en opisthotonos, la tête, fortement redressée, se plaçant presque verticalement sur l'axe longitudinal. Cette attitude cesse dès que cesse l'excitation. Si on exerce une pression du thorax ou du sternum, ou encore une pression de l'aile dans sa portion distale on détermine l'immobilisation : il convient de remarquer tout spécialement ce fait que l'excitation de l'aile produit deux effets différents, suivant qu'elle porte sur une partie ou sur l'autre.

Les *Odonates* sont immobilisables eux aussi, et très facilement à l'ordinaire, les grandes *Æschnes* elles-mêmes, au vol puissant et soutenu. Chez nombre d'entre eux, l'immobilisation apparaît dans des conditions assez particulières dont l'étude ne peut être abordé que lorsque nous aurons examiné quelques faits relatifs au réflexe mobilisant. Quant aux autres Odonates, il suffit de les placer en décubitus dorsal ou latéral et d'appuyer sur les ailes, près du thorax, avec un doigt. L'immobilité dure plus ou moins longtemps. La pression thoracique ou sternale est généralement inutile. J'énumère donc simplement les espèces que j'ai soumises à l'expérimentation : *Æschna cyanea* LAT., *Diplax striolata* CHARP., *Diplax sanguinea* O. F. MÜLLER, *Onychogomphus forcipatus* L., *Cordulogaster annulatus* LAT., *Libellula 4-maculata*. Pour cette dernière, la pression des ailes à elle

seule n'immobilise pas ; il faut une excitation conjuguée portant sur les côtés du thorax et sur l'aile. Les larves d'*Aeschna* sont immobilisées par pression du thorax.

H. — *Myriapodes et Arachnides*

Restent à mentionner les essais pratiqués sur trois Arthropodes qui ne « simulent pas la mort » dans les conditions habituelles.

Scutigera araneoïdes PALLAS est un Myriapode extrêmement agile, très difficile à saisir en raison de son agilité et de sa souplesse. Son immobilisation ne souffre néanmoins aucune difficulté. Il suffit de le saisir entre les mors d'une pince et de le comprimer *légèrement* au niveau des segments antérieurs, pour le réduire aussitôt à l'immobilité. On peut le tourner et le retourner à diverses reprises, sans provoquer le moindre mouvement, et l'état dure entre 30 et 40 minutes, si l'on a soin de ne pas toucher certaines régions sensibles que nous allons bientôt examiner.

Enfin, par pression sternale, on immobilise fort bien et d'une façon durable *Scorpius occitanus* L. et *Euscorpius flavicaudis* DE GEER.

3. Vue d'ensemble

Les Arthropodes que nous venons de passer en revue ont en commun le fait de posséder le réflexe immobilisateur. Ils ne représentent pas, évidemment, *tous* les Arthropodes ; mais étant donné qu'ils appartiennent à des groupes très divers, qu'ils ont été pris au hasard, au gré des rencontres, et non choisis parmi d'autres, on peut avancer, sans crainte de commettre une erreur grossière, que le réflexe dépend d'une propriété commune aux Arthropodes en général. La suite de ce travail montrera, d'ailleurs, que la généralisation ne dépasse certainement pas les données acquises.

Qu'il s'agisse d'un réflexe à localisation périphérique précise, c'est ce dont il n'est pas permis de douter. Tous les animaux soumis à l'expérience sont, à cet égard, parfaitement comparables ; ceux qui « simulent la mort » et ceux qui ne la simulent pas forment une seule et même série. Chez tous, sans excepter

Carausius morosus, l'immobilisation est étroitement liée à l'intervention des facteurs externes. Ces facteurs ne mettent pas en jeu des influences sensorielles. Ni les excitations visuelles, ni les olfactives, ni les auditives ne paralysent un animal en marche ; les excitations sensibles seules interviennent. Il s'agit donc d'un réflexe sensitivo-moteur à point de départ périphérique et aboutissant, tout spécialement, aux muscles des appendices ; les muscles viscéraux ne paraissent pas intéressés, le plus souvent, comme nous le verrons. Les faits ne laissent prise à aucune incertitude. Cela ne veut pas dire que des excitations passant par les organes des sens ne puissent également provoquer l'immobilité ; bien que je n'en aie point rencontré d'exemple, la possibilité n'en est pas théoriquement exclue. Mais alors, ces excitations interviendraient à titre d'excitation périphérique, sans que l'évocation d'une image psychique quelconque joue un rôle dans le phénomène. La peur, la vue d'une issue qui permette la fuite n'entrent pas en ligne de compte.

Quant au siège même des zones périphériques, il ne varie pas d'une manière sensible et toutes les espèces sont, à cet égard, très comparables. Chez toutes, ces zones occupent les régions céphalo-thoraciques ; toutes, même, ont en commun la localisation du sternum et des parties latérales du thorax. Quand on essaie une espèce non encore étudiée, on doit commencer avant tout par l'excitation de l'une de ces deux zones. D'une espèce à l'autre, leur étendue augmente ou diminue, leur sensibilité s'accroît ou s'affaiblit, il ne s'agit jamais que de différences relativement minimes. Il s'ensuit que, non seulement le réflexe existe d'une façon très générale, mais aussi que ses voies de conduction sont très comparables dans l'ensemble.

Ces localisations principales existent seules chez diverses espèces ; les localisations secondaires, en nombre variable, s'y ajoutent et augmentent la surface sensible chez d'autres espèces. Ici ce sont les antennes, sur tout ou partie de leur longueur, ailleurs ce sont les fémurs et les tibias, ailleurs encore la racine des ailes ou leur portion distale. Suivant le cas, les Arthropodes possèdent l'une seulement de ces localisations secondaires ou plusieurs ou toutes à la fois. Elles aussi correspondent à des voies de conduction du réflexe immobilisateur, dont le point d'arrivée ne varie guère.

Car, c'est un fait digne de remarque, le résultat de l'excitation ne change pas sensiblement en fonction du point de départ de l'excitation. Sauf de rares exceptions, fort intéressantes du reste, ce sont toujours les mêmes muscles qui se contractent, plus ou moins, suivant le cas et d'une façon plus ou moins durable. Chemin faisant, j'ai mis en relief des faits précis de cet ordre. L'excitation des fémurs de *Brachynus crepitans* ou *B. explodens* ne détermine qu'une immobilisation de courte durée, au contraire d'une excitation sternale ; la pression du thorax du *Staphylinus picipennis* est plus efficace que celle du sternum ; suivant la zone excitée, les tibias de divers Charançons se replient ou non sur les fémurs.

Le même fait se produit parfois sous une forme un peu différente : l'excitation d'une zone déterminée, quelle qu'elle soit, agit d'une manière insuffisante, et il faut y joindre l'excitation d'une autre zone. Deux cas se présentent alors, suivant que chacune de ces zones aboutit ou non aux mêmes parties. Quand on excite soit les faces latérales du thorax, soit le sternum d'un Acridien, les mouvements s'arrêtent aussitôt et de la même manière ; les mouvements reprennent dès que l'excitation cesse ; quand on excite simultanément, au contraire, les deux zones, l'immobilisation s'installe d'une façon durable. Les points d'application de ces excitations conjuguées changent évidemment, c'est le sternum et la tête de *Ditomus clypeatus*, le sternum et la racine de l'aile de tel Odonate : le fait essentiel demeure, toujours le même.

En d'autres cas, tout se passe comme si chaque zone aboutissait à un groupe musculaire différent. Une excitation du sternum de *Timarcha interstitialis*, de *Stauropus madidus*, de *Forficula auricularia*, d'autres encore, arrête les mouvements des pattes, et il faut une excitation des antennes pour obtenir l'immobilité complète de ces antennes et de la tête.

Outre ces faits caractéristiques, il en est un autre sur lequel j'ai, à diverses reprises, attiré l'attention et dont nous allons maintenant mesurer toute l'importance : d'une façon très générale l'immobilisation ne peut être obtenue si l'animal s'accroche avec ses tarses à un substrat quelconque. Le fait est constant : les tarses jouent un rôle prépondérant dans l'immobilisation réflexe,

car ils sont le point de départ d'un nouveau réflexe, antagoniste du précédent, dont j'ai signalé l'existence dès 1916 ⁽¹⁾.

CHAPITRE III

LES RÉFLEXES ANTAGONISTES

La localisation du réflexe immobilisateur et le fait qu'il dérive d'une propriété générale du système nerveux des Arthropodes dominant, évidemment, l'histoire toute entière du prétendu phénomène de la « simulation de la mort » ; ils lui enlèvent la signification qui lui est, d'ordinaire, attribuée. Mieux encore ; à ces deux faits fondamentaux s'en ajoute un troisième, non moins important : la possibilité de provoquer la reprise des mouvements chez tout animal immobilisé, et de la provoquer d'une manière irrésistible, en dehors de l'intervention active de l'animal, par une manœuvre très simple, exactement du même ordre que la manœuvre qui sert à immobiliser. Au réflexe immobilisateur s'oppose, constamment, un réflexe antagoniste qui rend à coup sûr l'Arthropode actif, indépendamment de toute influence sensorielle et des conditions actuelles du milieu.

Que l'on puisse obtenir pareil résultat, c'est ce dont on aurait dû se douter depuis longtemps. Nombre de ceux qu'intrigue la « simulation de la mort » savent qu'en soufflant légèrement sur l'animal immobile on le remet fréquemment en marche. Des observateurs plus précis ont déjà noté, — nous l'avons signalé — la possibilité de « réveiller » l'animal en touchant diverses parties du corps. Mais ces faits, en dépit de leur importance, ont été néanmoins presque entièrement méconnus. Le retour à l'activité sous certaines conditions a paru négligeable, quand elle n'a pas été formellement niée.

⁽¹⁾ Etienne RABAUD. Le phénomène de la simulation de la mort. *Soc. de Biol.*, 1916, p. 74.

C'est J. H. FABRE le premier qui, avec une insistance méritoire, a le plus nettement passé à côté du phénomène sans l'apercevoir. Une Mouche effleurant un *Scarites* immobilisé provoque chez lui un léger frémissement des tarses ; et si la Mouche persiste à circuler sur le Coléoptère, « au voisinage surtout de la bouche », le Scarite se retourne et s'en va. Les pattes d'un Capricorne se posant sur le Scarite produisent le même effet, d'abord frémissement simple, puis reprise complète de l'activité si le contact se prolonge. Au dire de FABRE, ce sont les effets de la « délicate nervosité » de l'Insecte ; « un rien » le fait tomber à l'état de torpeur et « un rien l'en retire ». A ce dernier point de vue, FABRE accorde une importance spéciale à l'influence de la lumière « souverain stimulant de l'action », qu'il n'a pas néanmoins étudiée avec un soin suffisant ; et il laisse au second plan l'effet des excitations portant sur les téguments, qui ne lui ont paru en aucune manière significatives.

H. PIÉRON ⁽¹⁾, de son côté, a constaté qu'il suffit « avec une aiguille de soulever une patte repliée de l'animal (*Dermestes*) pour qu'il s'agite, la dégage et cherche à fuir ». Mais, envisageant l'immobilité en tant que moyen de protection, PIÉRON interprète l'effet produit comme résultat d'une protection insuffisante qui inciterait l'animal à fuir.

O. MEISSNER a constaté qu'en soufflant, pressant les antennes ou pressant légèrement l'abdomen, on remet en mouvement *Carausius morosus* immobilisé ; mais l'auteur enregistre ces faits sans commentaires. Et P. SCHMIDT, qui les a également constatés, leur attribue moins d'importance encore s'il se peut : à son dire, *Carausius morosus* en catalepsie est insensible et privé de réflexes !

Je ne m'arrête pas, pour l'instant, sur cette assertion étrange, si manifestement contraire aux indications mêmes que donne l'auteur. Il importe bien plutôt de rechercher l'exacte valeur de ces faits, en les précisant et en montrant leur grande généralité. Laissant momentanément de côté toute considération sur la « nervosité », envisageons les conditions de la reprise des mouvements chez les Arthropodes immobilisés, afin de pousser l'ana-

(¹) *Op. cit.*, 1904.

lyse aussi loin que possible et de replacer ensuite les données acquises dans l'enchaînement des phénomènes.

Le fait général peut s'exprimer ainsi : *tout Arthropode réduit à l'immobilité par une excitation périphérique est remis en mouvement par une autre excitation périphérique*. Comme l'excitation immobilisante, l'excitation motrice est entièrement indépendante de toute intervention active de l'animal.

Ce fait général se présente, suivant les espèces, avec des modalités particulières qui méritent examen.

A s'en tenir aux apparences, le point d'application de l'excitant n'est pas plus, pour le réflexe mobilisant que pour l'immobilisant, une zone circonscrite des téguments. Tandis qu'un choc brusque arrête, un ébranlement prolongé provoque l'activité. C'est ainsi que, pour rendre les mouvements à nombre d'Insectes, il suffit de souffler dessus légèrement et à diverses reprises. L'effet est, parfois, assez rapide, comme chez les Zygènes, mais d'ordinaire assez lent à se produire. C'est le cas de *Bacillus gallicus*, *Carausius morosus*, *Dermestes holosericeus*, *Thomisus onustus*, *Misumena vatia* et bien d'autres. L'ébranlement dû à la projection de l'air n'est pas violent ; mais la reprise de l'activité ne dépend pas de l'intensité, elle dépend bien plutôt de la durée. Ainsi, la mobilisation de *Stilbum splendidum* est souvent obtenue par une série de petites secousses se succédant à bref intervalle (¹). Aucune généralisation ne semble possible et l'on ne peut opposer, de cette manière, la mobilisation à l'immobilisation. Le seul fait à retenir est la possibilité de la mise en marche par des ébranlements prolongés.

Ces ébranlements, du reste, ne donnent un résultat que dans la mesure où ils atteignent certains centres particuliers. Or, ces centres correspondent à des zones périphériques localisées, que des excitations directes atteignent facilement. Ces zones se répartissent en deux catégories, suivant qu'elles sont communes à tous les Arthropodes ou spéciales à certains d'entre eux.

(¹) C'est également le cas des chenilles de *Smerinthus ligustri* : quand on coupe au sécateur la branche sur laquelle se trouve l'une d'elles, la secousse détermine le décollement des pattes écailleuses et l'animal s'immobilise dans une attitude caractéristique, qui cesse si l'on imprime, en marchant, une série de secousses légères ; la chenille se remet à manger.

1. Zones communes à tous les Arthropodes

A. Les tarsi

Ce qui frappe dès l'abord, quand on essaye d'immobiliser un Arthropode quelconque, c'est la nécessité d'éviter tout contact des tarsi avec le stylet ou la pince. Tant que les tarsi s'accrochent, les mouvements persistent inévitablement. Non moins frappante est la nécessité de renverser l'animal sur le dos. La corrélation entre ces deux nécessités n'apparaît pas tout de suite. Pendant longtemps, je me suis demandé si l'immobilisation n'était pas liée à une position déterminée de l'animal. Mais en répétant et en multipliant les expériences, je me suis rendu compte que l'excitation des tarsi entraînait la reprise des mouvements, et que ceux-ci persistaient tant que les tarsi restaient agrippés à un substrat. Je n'ai rencontré qu'un Insecte chez lequel la localisation du réflexe antagoniste sur les tarsi ne m'ait pas paru évidente, c'est *Dermestes holosericeus*. Toutefois, n'ayant eu à ma disposition qu'un seul individu, tout au début de mes recherches, je suis disposé à penser que j'ai mal exploré ses réflexes. Une exception ne serait évidemment pas impossible ; il est néanmoins difficile de l'admettre sans nouvelles expériences. A diverses reprises, en effet, j'ai cru me trouver en présence d'exceptions du même genre, dont j'ai trouvé l'explication plus tard : chez *Podagricae fuscicornis*, par exemple, la compression des tarsi entre les mors d'une pince paraissait immobiliser l'Insecte en état d'activité ; cette pression, en tout cas, n'entraînait pas la reprise des mouvements. Je me suis alors aperçu qu'une friction de la face adhérente des tarsi déclenchait le réflexe antagoniste. Suivant toute évidence, la compression et la friction n'exercent pas, dans ce cas, la même action. J'ai cru de même, pendant quelques jours, que l'excitation des tarsi immobilisait *Malacosoma lusitanica* ; mais pour cet Insecte aussi, une étude attentive m'a prouvé que la friction de la face adhérente détermine la reprise des mouvements. On s'en convainc aisément en procédant ainsi : l'animal étant immobilisé et placé sur le dos, glisser une aiguille entre les pattes et soulever ;

les tibias cèdent légèrement sous le poids du corps, les tarsi s'accrochent et tous les mouvements reprennent aussitôt. *Lamproyrus noctiluca* présente des faits entièrement comparables. De même encore *Scutigera araneoides*. Des essais pratiqués en 1916 sur un individu de cette espèce m'avaient donné à croire qu'aucune excitation ne pouvait entraîner la reprise des mouvements. L'excitation des tarsi provoquait bien quelques frémissements, mais le Myriapode restait inactif. Je ne sais en quoi péchait mon expérience ou si l'individu étudié était particulièrement sensible aux excitations immobilisantes, le fait est que cette année-ci (1918) j'ai obtenu, sans la moindre difficulté, sur un second individu, la réflexe antagoniste, en glissant une aiguille sous trois ou quatre tarsi. Les mouvements ont aussitôt repris ; je ne pouvais, du reste, les arrêter qu'après avoir soigneusement dégagé tous les tarsi des mors de la pince.

Ces résultats autorisent à considérer comme plus apparente que réelle l'exception de *Dermestes holosericeus* ; ils permettent d'affirmer que l'excitation de la face adhérente des tarsi provoque la reprise des mouvements. Cette reprise est immédiate chez le plus grand nombre des Arthropodes. Je l'ai constatée, dès mes premières expériences, chez *Bacillus gallicus*. Quand on soulève l'animal immobilisé par l'extrémité du tibia, il se produit une assez forte contraction, puis l'animal redevient immobile si la contraction n'a pas amené les tarsi au contact des pinces. Or, très souvent, la contraction d'une patte entraîne celle des autres, elles convergent vers les pinces et s'accrochent : dès ce moment, l'immobilité est définitivement supprimée.

D'ailleurs, la compression des tarsi détermine aussitôt une flexion des membres suivie de la reprise de l'activité, sinon à la première excitation, du moins à la seconde ou à la troisième. Nous comprenons alors pourquoi un *Bacillus gallicus* normalement posé sur ses pattes est difficilement immobilisable. Les tarsi adhèrent, et fortement, à leur support ; ils subissent, par suite, une sorte d'excitation permanente qui contrebalance les excitations immobilisantes parties d'une autre région du corps.

Le phénomène tel que le présente *B. gallicus* se retrouve chez les autres Arthropodes. On les retrouve, en particulier, chez *Carausius morosus* avec une netteté qui concourt à rendre inex-

plicables les affirmations de SCHMIDT. Nous avons d'ailleurs noté le cas des Zygènes, de *Galerucella luteola*, de *Lygæus familiaris*, qui sont immobilisables par pression des antennes ou des ailes, bien que demeurant fixés à leur substrat, mais pour une très courte durée. Quelques détails de l'expérience mettent tout à fait en évidence le rôle des tarses : saisi par une antenne, l'Insecte s'arrête, se redresse sur ses pattes et demeure ainsi, tant que l'excitation dure, fortement accroché au substrat. Quand l'excitation cesse, l'Insecte reprend progressivement ses mouvements, *Galerucella luteola* plus vite que *Lygæus familiaris*. Si, sans cesser de serrer l'antenne, je soulève l'Insecte très lentement, de façon à ce que les trois paires de pattes quittent le sol *successivement*, je constate que chaque paire se replie et s'immobilise séparément dès qu'elle perd contact ; aussitôt les pattes postérieures décollées, je puis déposer l'Insecte sur le dos ou sur les côtés, il est entièrement immobilisé pour une durée variable, mais toujours supérieure à celle que détermine l'excitation des antennes quand les tarses restent accrochés au substrat. L'action immobilisante de la pression de l'antenne ne produit donc tout son effet qu'une fois supprimées les excitations antagonistes, qui ont leur origine périphérique dans les tarses.

Au moment du décollement, se produit souvent, surtout chez *G. luteola*, un brusque soubresaut, sorte d'excitation d'ouverture, peut-on dire, qui neutraliserait toute excitation immobilisante et remettrait l'animal en marche, si l'action de la pince ne continuait à s'exercer. Très marqué au moment du décollement des tarses antérieurs et moyens, ce soubresaut est plus faible au moment du décollement des tarses postérieurs.

Tous les tarses ne sont donc pas entièrement équivalents au point de vue du réflexe antagoniste et le fait, sans être général, se retrouve chez diverses autres espèces. La sensibilité décroît d'avant en arrière et les tarses postérieurs sont souvent très peu sensibles. Chez *Graphosoma lineatum*, par exemple, la pression des tarses antérieurs et moyens détermine la reprise immédiate des mouvements ou, du moins, une vive agitation du corps tout entier, tandis que la pression des tarses postérieurs ne détermine qu'un mouvement lent, une simple secousse, qu'interrompt à peine l'immobilisation. Chez *Stenocephalus nugax*, la sensibilité des tarses décroît des antérieurs aux postérieurs ; la pression de

ces derniers reste parfois sans effet. Chez divers Carabiques, également (*Nebria psammodes*, *Ophonus puncticollis*, *O. rotundatus*, *Amara montana*, *Olisthopus rotundatus*), divers Géométrides et Noctuelles, des Tipulides, l'excitation des tarsi antérieurs, et quelquefois moyens, est, de beaucoup, la plus efficace.

D'autres faits mettent en évidence ce rôle des tarsi. Chez les Charançons, les *Larinus* en particulier, le moindre contact provoque la reprise immédiate des mouvements. En remettant simplement sur la face ventrale un individu immobilisé, les pattes étendues, on le voit reprendre peu à peu l'activité et se mettre lentement en marche. Ou bien encore, quand on exerce une pression sur le sternum de *Pissodes notatus*, de *Larinus leuzeæ* immobilisés, l'excitation (qui, par elle-même, prolonge l'immobilité), provoque une secousse qui ramène les pattes vers la ligne médiane ; souvent alors, elles s'accrochent au stylet et l'animal reprend aussitôt l'activité.

Les Criocères offrent une particularité très analogue. L'immobilisation de *C. asparagi* et de *C. 12-punctata* par pression sternale se heurte à de grandes difficultés. Cependant, l'effet de l'excitation de cette zone est certainement le même chez ces Insectes que chez tous les autres Arthropodes ; mais elle a pour résultat immédiat de placer les cuisses en extension et les tibiaux en flexion, les ramenant ainsi vers la ligne médiane. Là, les tarsi ne se cramponnent pas au stylet comme chez *P. notatus*, ils convergent les uns vers les autres, s'accrochent réciproquement et le frottement qui en résulte déclenche le réflexe antagoniste. Or, la sensibilité des tarsi des Criocères est exquise, un frôlement très léger suffit pour mobiliser un individu immobilisé. Il n'est donc pas douteux que le fait de s'accrocher les uns avec les autres ne produise exactement l'effet d'un frôlement.

Nous nous expliquons maintenant fort bien que tous ces Arthropodes résistent aux actions immobilisantes tant qu'ils sont fixés sur leurs tarsi ; et nous nous expliquons aussi la nécessité du décubitus dorsal ou latéral dans l'immobilisation. Le rôle des tarsi est ainsi mis en complète évidence. Il convenait d'y insister, car nous mesurerons toute son importance dans une série de faits dont nous avons encore à parler.

B. *Segments terminaux de l'abdomen*

Mais si les tarse sont une localisation importante, la plus importante peut-être, ils ne sont pas la seule, ni la seule commune à tous les Arthropodes. Chez tous, encore, l'excitation des parties terminales de l'abdomen entraîne la reprise des mouvements, et souvent d'une manière aussi efficace que l'excitation des tarse.

Les expériences de UEXKÜLL ⁽¹⁾ montrent qu'une excitation portant sur les derniers segments de l'abdomen détermine l'envolée d'une Libellule décapitée. Toutes mes expériences prouvent que ce réflexe sensitivo-moteur se produit aussi bien, et de la même manière, chez un animal pourvu de ses ganglions céphaliques. Seulement, le mouvement provoqué cesse avec l'excitation chez l'Insecte décapité, tandis qu'il continue chez l'animal entier. J'en ai fait l'essai à de nombreuses reprises.

Le résultat est très net chez *Bacillus gallicus* et *Carausius morosus*. La pression de l'abdomen, tout spécialement des segments terminaux, restitue à coup sûr l'activité, comme l'ont d'ailleurs vu MEISSNER et SCHMIDT pour *C. morosus*. Quand l'animal est sur le dos, l'excitation détermine des mouvements rapides et, par eux, le retournement; quand il est sur le ventre, l'excitation détermine le départ. Parfois, une seule excitation suffit; parfois il en faut plusieurs consécutives. En touchant l'abdomen d'avant en arrière, on se rend très aisément compte que la localisation siège surtout dans la région des deux derniers segments; la sensibilité croît à mesure que l'on s'en rapproche.

Lampyris noctiluca fournit, à cet égard, des renseignements tout à fait nets. Ce Coléoptère, en effet, possède des zones mobilisantes assez limitées; même, la moitié antérieure de l'abdomen correspond, chez lui, à une localisation immobilisante. Il s'ensuit qu'en excitant les uns après les autres les divers segments, on passe d'un réflexe à l'autre. Le passage a lieu, du reste, par transition ménagée, l'excitation mobilisante devenant de plus en

⁽¹⁾ Cité d'après P. MARCHAL : article *Insectes* du *Dictionnaire de Physiologie* de Ch. Richet, Paris 1910.

plus marquée à mesure qu'elle se rapproche du segment anal.

A des degrés divers, les faits sont comparables chez tous les autres Arthropodes, et je me bornerai à signaler ceux chez lesquels le réflexe présente quelques particularités notables.

Quand on frotte légèrement avec la pulpe du doigt, avec une plume ou un pinceau, la face ventrale de l'abdomen d'*Oxythyrea funesta* immobilisé, on détermine de vifs mouvements des membres, souvent suivis de la reprise définitive de l'activité ; on obtient le même résultat en comprimant latéralement l'abdomen : l'excitation provoque d'abord, et constamment, l'extension des pattes, puis la mise en marche, surtout si l'animal repose sur la face ventrale et s'accroche au substrat avec ses tarses. Deux ou trois pressions verticales de l'abdomen, immédiatement consécutives, entraînent également le départ. Nous avons donc ici encore une opposition très nette entre la partie antérieure et la partie postérieure du corps : la compression du thorax arrête, celle de l'abdomen met en marche.

Cette opposition est plus nette encore et plus frappante chez les *Myriapodes*. Une pression exercée sur les segments antérieurs de *Leptoiulus belgicus* rend l'animal immobile en attitude rectiligne ; une pression de même valeur exercée sur les segments postérieurs remet l'animal en mouvement. Les Polydesmiens se comportent de la même manière : on peut arrêter ou mobiliser ces Myriapodes plusieurs fois consécutives par cette manœuvre très simple. Avec les Myriapodes qui s'enroulent, la manœuvre diffère un peu, surtout quand ils sont relativement volumineux. Parfois une friction légère de la face dorsale des segments postérieurs suffit à mettre en mouvement *Iulus albigipes* ; mais, le plus souvent, il faut comprimer latéralement ces segments. En prenant ainsi, entre les mors d'une pince, un *Schizophyllum mediterraneum* on provoque son déroulement d'une façon tout à fait irrésistible ; l'animal se redresse progressivement, et d'ailleurs assez vite, tandis que ses pattes s'agitent avec une rapidité croissante. Le caractère impératif du réflexe apparaît ici avec toute sa netteté.

Le même procédé réussit également avec *Glomeris guttata*. Ce Myriapode soulève, de prime abord, le cas le plus embarrassant pour la recherche du réflexe antagoniste. Enroulé de telle

sorte que les segments abdominaux recouvrent les segments céphaliques, l'animal réalise une boule presque parfaite. Aucune excitation extérieure portant sur la surface accessible ne réussit à la faire ouvrir ; si l'on tente d'insinuer un stylet entre la région céphalique et les segments abdominaux, on détermine une vive contraction, de même que si l'on essaye de l'ouvrir en tirant, en sens inverse, sur les deux extrémités. *Glomeris guttata* ne fait cependant pas exception à la règle et possède une zone dynamogène. Pour l'atteindre, il faut placer les deux mors d'une pince de part et d'autre des segments postérieurs, puis exercer une pression faiblement accentuée. Sous l'effet de cette pression, les segments abdominaux s'écartent légèrement des segments dorsaux : aussitôt, les appendices abdominaux se mettent en mouvement, ils vont et viennent avec rapidité. On peut alors cesser l'excitation, le mouvement commencé continue et l'animal, posé sur la table, s'ouvre complètement. Refaite plusieurs fois avec divers individus, l'expérience réussit constamment.

La zone dynamogène est la même chez les autres Myriapodes. Chez tous, elle appartient surtout au tiers postérieur du corps. Néanmoins, entre cette zone et la zone inhibitrice, il n'y a pas de démarcation absolument précise. Les segments moyens constituent une sorte de région neutre où se mêlent les deux localisations. En fait, sur *Schizophyllum mediterraneum*, j'ai, à diverses reprises, obtenu le résultat suivant : l'excitation des segments moyens ne provoque pas l'enroulement de l'animal actif pendant tout le temps qu'elle s'exerce, mais l'enroulement se produit aussitôt après qu'elle a cessé. Tout se passe comme si l'excitation, portant à la fois sur des centres nerveux de deux sortes, les centres inhibiteurs conservaient l'excitation plus longtemps que les autres, et déterminaient la contracture musculaire quand l'action des centres dynamogènes ne se fait plus sentir.

Une localisation homologue existe enfin chez les Araignées : une pression légère exercée au niveau des orifices génitaux est tout particulièrement efficace pour la reprise des mouvements. La localisation est donc très générale.

Chez certains Arthropodes, néanmoins, l'excitation de l'abdomen semble ne déterminer aucun effet. Ainsi, une pression verti-

cale ou une friction un peu forte de l'abdomen de *Chrysomela cerealis* ne mobilise nullement l'Insecte immobilisé : mais la mise en mouvement est provoquée, à coup sûr, en effleurant, par un mouvement de va-et-vient, les téguments abdominaux.

C'est une excitation d'intensité analogue qui réussit chez *Dermestes holosericeus* : l'animal étant immobilisé sur le dos, il suffit de le replacer sur la face ventrale. Le phénomène est, ici, un peu complexe. En retournant, en effet, l'animal lentement, on constate que les pattes subissent un mouvement d'extension dès que le corps se trouve placé sur le côté. Elles ne s'agitent, cependant, qu'au moment où la face ventrale touche le sol. Suivant toutes probabilités, le frottement très léger qui résulte, en dépit de toutes les précautions, du mouvement de retournement provoque une excitation dynamogène ; elle est complétée par la prise de contact de l'abdomen avec le substrat. Quel que soit, d'ailleurs, le point d'application précis de l'excitation sensitive, celle-ci existe néanmoins, sa transformation en excitation motrice entraîne le retour à l'activité : il s'agit toujours d'un réflexe sensitivo-moteur pur.

L'effet du retournement, du contact de l'abdomen avec le substrat est indépendant des conditions extérieures ou de l'environnement ; je n'ai rien observé qui corresponde aux différences notées par PIÉRON, suivant que son Dermeste se trouvait ou non dans le voisinage d'un trou susceptible de fournir un abri. A tout coup, j'ai obtenu la suppression de l'immobilité, suppression pour ainsi dire subite, dès le retournement. Une seule condition modifie le résultat, elle a trait au mode d'immobilisation : si celle-ci résulte d'une pression exercée sur les membres, elle est fortement installée et l'activité ne revient que lorsque l'animal, ayant roulé une fois sur lui-même, retombe, sur la face ventrale, pour la seconde fois ; cette double excitation confirme, d'ailleurs, l'idée que le réflexe antagoniste dépend du contact de l'abdomen avec le substrat.

Coræbus rubi se comporte d'une manière très analogue. Quand il est immobilisé en décubitus dorsal, il suffit de le retourner sur le ventre pour que les pattes entrent en extension. Quelques légers coups de stylet, frappés sur l'extrémité postérieure des élytres, entraînent la mobilisation complète. Le procédé revient,

en somme, à frotter l'abdomen contre le substrat. Il réussit également, à coup sûr, avec *OEdemera nobilis*.

Notons, enfin, que l'on provoque le déroulement ou le déplacement de *toutes* les chenilles en pinçant la partie terminale du corps. Les arpeuteuses, tout spécialement, qu'un choc a raidies dans une attitude rappelant plus ou moins l'aspect d'une brindille, reprennent immédiatement leur souplesse.

Cet ensemble de faits, et l'absence de faits contraires, permet donc de considérer la localisation abdominale comme très répandue chez les Arthropodes, sinon commune à tous.

2. Localisations particulières

En dehors d'elle et de la localisation tarsale, divers Arthropodes possèdent d'autres localisations.

A. — Antennes

L'une des plus fréquentes siège sur les *antennes*. Une simple pression de leur massue terminale provoque l'envolée des Rhopalocères les plus solidement immobilisés. Dans la grande majorité des cas, une seule excitation suffit; deux, au plus, sont nécessaires. La zone sensible est très nettement localisée dans la massue; du moins, je n'ai jamais obtenu un résultat net en comprimant le funicule.

C'est encore dans les antennes de divers Carabiques que siège le réflexe antagoniste: *Harpalus serripes*, *H. distinguendus*, *Carabus purpurascens*, *Brachynus crepitans*, *B. explodens*, *Steropus madidus*, *Nebria cursor*, *N. psammodes*, pour ne citer que ceux chez lesquels j'ai fait des constatations indiscutables. Parfois, la première excitation ne produit qu'un mouvement passager et la reprise de l'activité n'a lieu qu'après deux ou trois nouvelles excitations. Je n'ai pas réussi à préciser si la zone sensible occupait tout ou partie de la longueur de l'antenne.

La même localisation existe chez les Diptères tels que *Chrysosoma italica*; mais elle est nettement moins sensible que la localisation des tarses.

L'excitation des antennes est également mobilisante chez *Anthidium manicatum* ; elle l'est aussi chez les Criocères, et tout spécialement chez *Crioceris 12-punctata*. Mais ici une précision s'impose, car nous avons vu que l'excitation des mêmes appendices, chez ces mêmes Coléoptères, provoque l'immobilisation. Seulement celle-ci résulte d'une *friction légère*, celle-là d'une *pression*. Les deux réflexes ont ainsi, pour point de départ, une surface commune. Il ne s'ensuit nullement que les mêmes terminaisons soient impressionnées dans les deux cas ; l'excitation, d'ailleurs, est nettement différente. Nous reviendrons plus loin sur ce fait et verrons qu'il se relie à divers autres faits analogues.

B. — Localisations diverses

Une localisation fort intéressante à divers titres est celle qui siège sur la *racine des ailes de Stilbum splendidum*. Plié en deux, presque roulé en boule par l'effet d'une pression thoracique, cet Hyménoptère se redresse instantanément et reprend toute son activité lorsqu'on presse l'aile antérieure en un point de son tiers proximal environ. L'effet ne manque jamais, et le redressement a toutes les apparences d'un mouvement irrésistible, obligatoire. Pour souligner la valeur du résultat de cette excitation, il suffira de dire qu'en prenant l'aile par l'extrémité libre, on peut soulever l'Insecte et le maintenir sans modifier en aucune manière son attitude d'immobilité. *Celonites abbreviatus* se comporte de la même façon, ainsi que deux Lépidoptères (*Agrotis C. nigra*, *Plusia microgamma*) et deux Névroptères (*Panorpa* et *Chrysopa*) ; mais, chez ces derniers, le réflexe antagoniste siège plutôt au niveau du tiers moyen.

L'excitation du *rostre* des Charançons détermine aussi la remise en activité. Cette zone est particulièrement sensible et sa pression produit souvent une vive agitation. L'excitation peut se faire de trois façons ; en appuyant sur la face inférieure de la pointe du rostre, l'animal étant sur le dos, de manière à produire un mouvement de bascule, — ou en ramenant, au contraire, le rostre vers le sternum, le corps étant maintenu, — ou

bien encore en comprimant légèrement l'extrémité du rostre. L'immobilisation cesse dans tous les cas.

Une localisation également très nette existe chez les Diptères au niveau de la trompe, du moins chez *Chrysozona italica*, car je ne l'ai pas recherchée chez les autres : une pression légère, sans être aussi efficace que la friction des tarsi, entraîne la reprise de l'activité.

Je n'ai pas essayé sur *Dermestes holosericeus* le procédé d'extension d'une patte repliée qui a réussi à PIÉRON, et qui constituerait une localisation très précise du réflexe antagoniste. Mais une manœuvre analogue m'a donné le même résultat chez *Chrysomela cerealis*. Elle consiste à mettre deux ou trois fois de suite les pattes antérieures en extension forcée, en passant alternativement de l'appendice droit à l'appendice gauche. En terminant le mouvement, je soulève chacune des deux antennes repliées tout le long du corps. La localisation semble indiscutable. Elle n'est peut-être pas sans rapport avec le mécanisme de la mobilisation tel que je l'exposerai tout à l'heure.

Les Myriapodes chilognathes qui s'enroulent possèdent une localisation antagoniste siégeant sous la lèvre inférieure pour les uns, sur les parties latérales des parties céphaliques pour les autres. En insinuant une pointe mousse entre la lèvre inférieure et les segments contre lesquels elle s'appuie, on provoque le déroulement brusque et la mise en marche de *Iulus albipes*. Avec *Schizophyllum mediterraneum*, le procédé est plus simple ; il suffit d'appuyer avec une pointe mousse quelconque sur le centre du rouleau, c'est-à-dire sur les parties latérales de la tête, pour provoquer un déroulement immédiat. Souvent, le corps se dispose en hélice autour du stylet, puis l'animal se met en marche. Parfois deux excitations successives sont nécessaires.

Stilbum splendidum possède une localisation analogue. En insinuant une pointe mousse entre la tête repliée et l'abdomen, on détermine tout d'abord un mouvement de flexion forcée, comme si l'immobilisation était accentuée ; mais aussitôt après se produit un relâchement brusque ; le Chrysode se redresse et se met en marche.

3. Les réflexes antagonistes en général

Toutes ces données réunies montrent avec une grande netteté comment, au moyen d'excitations localisées, on supprime à volonté l'immobilisation produite par d'autres excitations également localisées : un réflexe supprime l'effet d'un réflexe précédent. Ce réflexe antagoniste existe d'une manière constante et générale, aussi bien que le réflexe auquel il s'oppose. Tout Arthropode possède au moins une zone dynamogène, tout comme il possède une zone inhibitrice, et l'excitation de chacune d'elles détermine l'arrêt ou la mise en marche irrésistible de l'animal. Les deux réflexes se complètent donc, et leur coexistence réduit à sa plus simple expression le rôle des influences sensorielles.

Les localisations périphériques du réflexe mobilisant sont multiples, tout comme celles du réflexe immobilisant ; comme pour lui, aussi, l'effet produit par l'excitation de chaque zone n'est pas nécessairement équivalent. J'ai noté des faits précis de cet ordre et je n'y reviens pas, pour éviter de répéter, sous une forme à peine différente, ce que j'ai été amené à dire sur ce point, à propos des localisations du réflexe immobilisant.

La comparaison des localisations des deux réflexes n'est pas moins intéressante. A cet égard, aucune généralisation ne semble possible. Suivant les espèces, le siège des localisations diffère entièrement ou est, au contraire, très semblable. Si, d'une façon très générale, la pression sternale immobilise, tandis que l'excitation des tarsi mobilise, il n'en reste pas moins que telle zone, siège du réflexe inhibiteur ici, est, ailleurs, le siège de l'antagoniste. Ainsi, la pression de la portion proximale des ailes arrête nombre de Lépidoptères, d'Odonates, de Diptères et met en mouvement *Stilbum splendidum*, *Celonites abbreviatus* et quelques autres Arthropodes. De même l'excitation des antennes immobilise des Hémiptères, des Coléoptères et mobilise divers Lépidoptères et Carabiques.

Il y a mieux encore, et non seulement les deux réflexes ont parfois des localisations périphériques homologues, mais aussi la même localisation chez la même espèce. J'ai mis le fait en évidence en ce qui concerne les antennes des Criocères. En l'occurrence, il n'a pas été possible de séparer les deux loca-

lisations, et tout se passe comme si les terminaisons sensibles correspondant aux deux réflexes étaient mélangées d'une manière inextricable. Seul, le mode d'excitation permet de les dissocier, les unes étant sensibles à la pression, les autres à la friction. — Les tarsi de *Lampyris noctiluca* donnent lieu à la même constatation, sauf que l'effet des excitations est exactement inverse : la friction mobilise et la pression immobilise. En d'autres circonstances, les deux ordres de terminaisons, quoique siégeant sur les mêmes parties, sont néanmoins séparés. Ainsi, tandis que la pression des tibiaux ou des fémurs immobilise divers Carabiques ou Hémiptères, l'excitation des tarsi les mobilise. Des filets conducteurs des deux ordres de terminaisons suivent évidemment un trajet parallèle, mais ces terminaisons elles-mêmes ne se mélangent pas. Dans le cas particulier des membres, ces terminaisons ne paraissent pas appartenir à une zone commune, tandis qu'elles semblent incontestablement moins distinctes lorsque la double localisation intéresse les ailes. Par exemple, chez *Acontia luctuosa* Esp., j'ai très nettement constaté qu'une pression de la moitié *distale* de l'aile antérieure immobilise le Papillon, tandis qu'une pression équivalente de la moitié *proximale* le mobilisait. Le même cas se présente pour *Agrotis C. nigra* et *Plusia microgamma* ; il se présente probablement aussi pour les *Chrysopa* et les *Panorpa* ; chez ces derniers, toutefois, le phénomène est assez difficilement analysable.

Une dernière remarque s'impose enfin. Le réflexe antagoniste ne siège sur le sternum d'aucun des Arthropodes soumis à mon étude ; par contre, il siège, sans exception, sur les tarsi. Cette localisation commune à tous a une importance considérable à divers points de vue.

CHAPITRE IV

L'IMMOBILISATION PAR RENVERSEMENT SIMPLE

Elle permet, en particulier, de comprendre un phénomène d'allure assez mystérieuse au premier abord : l'*immobilisation*

par renversement simple. Au cours de mes expériences, j'avais été frappé par la facilité avec laquelle certains Arthropodes devenaient immobiles. Tout se passait, me semblait-il, comme si le simple effet du renversement suffisait pour produire une immobilité durable. Mes premières observations ⁽¹⁾ portaient sur un Odonate, *Lestes viridis* V. DER L. Quand on prend un individu quelconque de cette espèce par la toute extrémité des ailes antérieures ou postérieures et qu'on le pose sur le dos, *sans exercer la moindre pression ni la moindre friction*, ses pattes se replient aussitôt et ses ailes restent étalées : l'Insecte est complètement immobile. Répétées un très grand nombre de fois sur des individus de provenances diverses, ces expériences donnent toujours le même résultat.

En examinant de la même manière d'autres Odonates, j'ai constaté chez eux un comportement très analogue. Ainsi, *Platynemis pennipes* PALLAS, *Calopteryx virgo* L., *C. splendens* HARRIS, *C. hemorroïdalis* VAN DER L. deviennent immobiles, sans exception et en toutes circonstances, à la suite du renversement. D'autres Odonates montrent des différences suivant les individus, les uns devenant immobiles sans excitation directe, les autres exigeant la pression de la racine des ailes : *Onychogomphus forcipatus* L. *Cordulogaster annulatus* LAT. *Æschna cyanea* LAT., *Diplax striolata* CHARP. *D. sanguinea* O. F. MULLER, *Libellula cærulescens* FABR. Parmi ceux qui s'immobilisent sans pression, on constate certaines différences ; *Lestes viridis* et *Platynemis pennipes* deviennent immobiles à peine renversés, les autres ont souvent un ou deux soubresauts au moment où ils sont mis sur le dos. La durée de l'immobilisation varie dans de fortes proportions, de 30 secondes à peine chez *Cordulogaster annulatus*, elle atteint 20 minutes chez *Calopteryx splendens*.

Le même phénomène est également très net chez d'autres Insectes et se présente dans de meilleures conditions pour l'analyse. Chez plusieurs Lépidoptères, *Callimorpha hera* L. *Spilosoma menthastri* ESP., *S. fuliginosa* L. ⁽²⁾, *Yponomeuta evony-*

⁽¹⁾ Etienne RABAUD. L'immobilisation réflexe des Arthropodes par renversement simple. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1917.

⁽²⁾ Cette espèce m'a été signalée par mon ami F. PICARD.

mella L., le renversement produit un effet saisissant. Il suffit de soulever l'Insecte avec un stylet glissé sous le corps et de le retourner : aussitôt il replie ses pattes et ne bouge plus. L'état dans lequel il se trouve ressemble tout à fait à celui que l'on provoque par une excitation quelconque ; la pression de l'aile ou du sternum n'immobilise pas mieux ni pour plus de temps. Ces Lépidoptères se comportent d'une manière très comparable ; ils ne diffèrent guère les uns des autres que par la durée de l'immobilisation, assez longue chez *S. menthastri*, relativement brève chez les autres. Il faut parfois maintenir *Y. evonymella* un très court instant au moment où elle vient d'être placée sur le dos.

J'ai encore observé l'immobilisation par renversement chez deux Diptères, un Muscide *Dexia rustica* FAL. et surtout un Asilide, *Machimus pilipes* MEIG. En renversant ce dernier sur le dos et en le maintenant deux ou trois secondes, parfois même beaucoup moins, il devient complètement immobile. La seule difficulté est de le saisir par l'extrémité des ailes. Une fois immobile, il le demeure un assez long temps, 20 minutes et au delà. Il s'agit bien d'une véritable immobilisation et non d'une immobilité simple, diverses particularités en fournissent la preuve. *M. pilipes*, animal qui réagit vivement aux excitations extérieures, se déplace par vols brusques et fréquents, dans l'intervalle desquels il reste parfaitement immobile. Mais il suffit d'un léger attouchement pour le faire repartir. Au contraire, lorsqu'il est immobilisé sur le dos, on peut le toucher, le saisir, le pincer, le déplacer en le soulevant, on peut même fléchir ses pattes avec précautions, les ramener vers la ligne médiane de manière à accrocher celles de gauche avec celles de droite, sans que l'animal bouge. L'état d'immobilisation ne saurait être mieux caractérisé ⁽¹⁾.

Toutes ces observations concordent donc d'un Insecte à l'autre ; mais elles ne fournissent aucune indication sur l'essence du phénomène. Au premier abord, il ressemble à celui dont j'ai rappelé l'existence chez les Oiseaux et divers autres Vertébrés ⁽²⁾.

(1) D'autres Arthropodes se comportent probablement de même. J'ai fait avec certains d'entre eux des essais qui me permettent de le penser, en particulier avec un Hémiptère homoptère, *Selenocephalus obsoletus* GERM.

(2) Étienne RABAUD. La « simulation de la mort » chez les Vertébrés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1916.

La ressemblance, néanmoins, n'autorise pas une assimilation quand il s'agit d'organismes aussi différents. Les faits, du reste, ne se superposent pas entièrement. L'Insecte immobilisé l'est en entier, les excitations sensorielles, comme nous le verrons, ne provoquent chez lui, aucun mouvement, même partiel, tandis que, chez l'Oiseau, ces mêmes excitations, les visuelles tout au moins, provoquent des mouvements d'ensemble de la tête et du bec. Certains individus frappent le doigt qui s'approche ; la plupart suivent, par de légers mouvements de rotation, le va-et-vient d'un doigt devant leurs yeux. Peut-être sommes-nous en présence de manifestations analogues de deux systèmes nerveux très différents ayant une propriété générale commune, les deux immobilisations n'en sont pas moins tout à fait distinctes par leur déterminisme. Toutes deux dépendent incontestablement d'excitations intéressant un centre d'arrêt, mais tandis que cette excitation semble liée, chez le Vertébré, à une certaine position dans l'espace, entraînant un déplacement des liquides internes et spécialement de l'endolymphe des canaux semi-circulaires, — chez l'Arthropode, et en dépit des apparences, l'excitation d'arrêt ne résulte pas de la position, mais de la suppression d'un certain nombre d'excitations motrices. J'entends parler des excitations qui proviennent du contact des tarses avec le substrat.

J'ai longuement insisté sur l'importance des tarses en tant que siège du réflexe antagoniste, et sur le fait qu'il suffit de les laisser accrochés à un support quelconque pour neutraliser l'effet des excitations immobilisantes. Nous constatons maintenant qu'il suffit de décoller les tarses pour déterminer l'immobilisation d'un certain nombre d'Arthropodes. Nous le constatons avec une particulière évidence chez les Odonates, chez *Callimorpha hera* et chez *Machimus pilipes*. Quand on prend l'un de ces Insectes par une seule aile, il s'accroche à la pince et le renversement demeure sans effet. Quand on le prend par les deux ailes, les pattes demeurent forcément libres et le renversement entraîne l'immobilité. En renouvelant l'expérience, on ne tarde pas à s'apercevoir que l'animal est immobilisé *avant* même que d'être retourné. A peine dégagées du contact avec le substrat, les pattes se replient dans une attitude caractéristique, et il n'est même pas nécessaire de poser l'Insecte sur le dos ; il suffit de le poser simplement sur le côté. L'expérience réussit aisément avec

Platycnemis pennipes ou *Calopteryx virgo* dont les ailes se redressent normalement à l'état de repos ; tous deux restent couchés sur le flanc.

Le rôle du décollement des tarses ressort déjà de ces essais préliminaires. Il convient néanmoins de pénétrer dans le détail. A cet égard, *C. hera* se prête bien aux recherches. Le Papillon étant au repos, je glisse les deux mors d'une pince sous les ailes au ras du corps, sans le toucher, et je soulève avec précaution : les pattes se replient et l'immobilisation est dès ce moment acquise, bien que la position dans l'espace n'ait subi aucune modification. Je repose alors l'animal de telle sorte qu'il soit sur les « genoux » et s'appuie sur la face antérieure des tibias, les tarses ne touchant pas le sol ⁽¹⁾ : il ne bouge plus. On peut prendre l'Insecte par le bout d'une aile et, sans qu'il fasse un mouvement, le placer sur le dos. Quand il y est, on peut glisser à nouveau la pince le long du corps, sous les fémurs, soulever l'animal et le remettre « sur les genoux », sans le mobiliser. Assurément, ces diverses opérations exigent quelques précautions ; tout faux mouvement, toute secousse un peu brusque risque de déterminer l'envolée. On réussit néanmoins sans grande peine, surtout si l'on a soin de choisir, comme substrat, une surface lisse qui facilite le décollement des tarses en diminuant les frottements. La démonstration est ainsi faite ; l'immobilisation suit immédiatement le décollement, que l'animal soit ou non renversé sur le dos. D'ailleurs, l'animal étant immobilisé, la friction des tarses détermine la reprise de l'activité.

La démonstration se fait encore d'une autre manière, *C. hera* étant posé sur une pince, en état d'activité, bien qu'immobile, je le retourne très lentement ; pendant le mouvement et une fois renversé, l'Insecte reste accroché par les tarses. Je le pose alors sur le dos, il s'agite aussitôt et tend à se retourner. Mais si, tout en le maintenant sans pression, et profitant du mouvement des pattes, je retire progressivement la pince, dès que le dernier tarse a cessé d'adhérer, l'Insecte devient immobile.

Avec *Machimus pilipes* je procède d'une manière analogue.

(1) Nous avons vu précédemment (p. 27) que les Araignées, immobilisables en position ventrale, ont les pattes ramenées vers le corps de telle sorte que la face adhérente des tarses ne touche aucun substrat.

Le plaçant sur le dos, je l'y maintiens en glissant les pinces entre les pattes. Les tarsi s'accrochent aux deux mors. que je ne puis déplacer sans provoquer une vive agitation. J'appuie alors, *légèrement*, avec une seconde pince sur les six fémurs et je retire la première en décrochant les tarsi l'un après l'autre. A chaque fois, se produit un faible soubresaut, mais dès que le dernier tarse a perdu tout contact, les mouvements de l'Asilide s'arrêtent. Refaite à diverses reprises avec plusieurs individus, l'expérience réussit chaque fois : l'immobilisation suit régulièrement, *et sans autre excitation*, la libération de tous les tarsi ; elle n'est pas possible tant qu'un seul d'entre eux reste agrippé.

Mais il importe que, dans tous ces essais, la libération des tarsi soit effectuée très doucement, car le résultat immédiat du décollement est, souvent, une excitation motrice. Si brève soit-elle, elle suffit pour provoquer une vive agitation ; elle provoque, en particulier, le battement des ailes, ainsi que des soubresauts qui marquent le début du renversement et qui, lorsque l'animal est libre, entraînent parfois l'envolée. Quand l'animal est maintenu, l'effet de cette excitation motrice disparaît vite et l'immobilisation s'installe.

Toutes ces données se relient très étroitement, on le voit, à celles que j'ai précédemment rapportées et contribuent, pour leur part, à montrer la grande généralité du phénomène d'immobilisation réflexe. *Callimorpha hera* ou *Machimus pilipes*, qui s'immobilisent au fur et à mesure que les tarsi perdent contact avec le substrat, rappellent de très près *Galerucella luteola* ou *Lygæus familiaris*, qui s'immobilisent dans des conditions analogues. Seulement, chez ceux-ci, il faut exercer en même temps une excitation immobilisante, chez ceux-là, il suffit que disparaisse une excitation mobilisante. Et, dans tous les cas, l'immobilisation reconnaît à coup sûr, comme cause immédiate, la suppression de toute adhérence des tarsi, *quelle que soit la position occupée par l'animal dans l'espace* ; le renversement facilite simplement la suppression de ces adhérences.

CHAPITRE V

FONCTIONNEMENT GÉNÉRAL DES RÉFLEXES

Nous ne connaissons encore, toutefois, qu'une faible partie des particularités des réflexes, puisque nous n'avons guère examiné que leurs localisations. Si importantes soient-elles, ces données topographiques ne suffisent pas, et l'analyse du fonctionnement des réflexes doit maintenant nous retenir.

1. Excitations répétées et prolongées

A diverses reprises, mais en passant, j'ai indiqué qu'une seule excitation ne suffisait pas toujours pour déclencher l'un ou l'autre réflexe. Les diverses espèces se comportent, à cet égard, de façons très différentes, sans qu'il soit possible de donner une indication d'ensemble. Le seul fait général qui ressorte de tous mes essais est que ces différences ne sont pas individuelles, mais spécifiques.

Chez un très grand nombre de Rhopalocères, l'immobilisation nécessite une excitation très courte, égale à quelques fractions de seconde, tandis qu'elle nécessite, chez les Orthoptères, une excitation conjuguée, prolongée pendant plusieurs secondes, et, chez *Cetonia aurata* ou *Ontophagus ovatus*, plusieurs excitations légères, se succédant rapidement. L'étude du réflexe antagoniste fournit des faits entièrement comparables. Une pression unique de l'abdomen mobilise un Odonate ; il en faut plusieurs pour un Phasme. Une pression unique de l'antenne détermine l'envolée immédiate d'un Rhopalocère ; il faut plusieurs pressions des tarses, de l'abdomen ou des antennes pour obtenir le même effet chez *Calathus fuscipes*, *Oxythyrea funesta*, *Chrysozona italica* etc. De plus, le nombre des excitations varie, pour un même individu, en fonction du point d'application périphérique.

Il y a donc, suivant les espèces et suivant les nerfs, des diffé-

rences d'excitabilité assez marquée dont l'étude rentre, à coup sûr, dans le cadre des belles recherches de LAPICQUE ⁽¹⁾ sur la chronaxie. Me bornant à noter tout spécialement l'existence de *nerfs itératifs*, ainsi que les désigne LAPICQUE ⁽²⁾, je retire de ces données l'indication que les réflexes mobilisants et immobilisants des Arthropodes ne se distinguent par aucune particularité qui leur soit propre.

2. Durée de l'immobilisation

La durée de l'immobilisation ne prête pas non plus à des considérations générales étendues. Certaines espèces demeurent inertes pendant des heures. Pour *Carausius morosus*, P. SCHMIDT a compté 4 h. 30 et ce chiffre n'a rien d'exagéré, car j'ai compté, pour *Bacillus gallicus*, une durée de 5 heures. *Spilosoma menthastris*, *Colobricus marginatus*, demeurent aussi sans mouvements pendant plusieurs heures, presque indéfiniment. *Capnodis tenebricosa*, d'après FABRE, demeurerait immobilisé pendant 5 heures. Pour d'autres espèces, la durée maximum ne dépasse guère 1 heure. FABRE note 17 à 50 minutes pour *Scarites gigas* et, de mon côté, je note 1 h. 30 comme temps maximum pour *Chrysomela cerealis*, 55 minutes pour *Chrysochroma tripunctatum*, 45 minutes pour *Scutigera araneoides*. De nombreux Arthropodes demeurent immobilisés entre 15 et 20 minutes, beaucoup d'autres sensiblement moins. Voici quelques chiffres, à titre documentaire.

<i>Thomisus onustus</i>	2 à 10 minutes.	
<i>Crioceris asparagi</i>	2 m. au maximum.	
<i>Crioceris 12-punctata</i>	12 m.	—
<i>Zygæna occitanica</i>	5 m.	—
<i>Zygæna fausta</i>	1 m.	—
<i>Larinus turbinatus</i>	2 m.	—
<i>Anthidium manicatum</i>	5 m.	—

(¹) L. LAPICQUE. a) Définition expérimentale de l'excitabilité, *Soc. de biol.*, 1909, b) Sur la constante du temps de l'excitabilité ou chronaxie, *Soc. de biol.*, 1910.

(²) LAPICQUE, *op. cit.*, 1912.

<i>Carabus purpurascens.</i>	2 m. 15" au maximum
<i>Æschna cyanea</i>	3 m. —
<i>Diplax striolata.</i>	3 m. —
<i>Aphodius subterraneus</i> (PIÉRON) .	1 m. 25" —
<i>Stilbum splendidum</i>	3 m. en moyenne.
<i>Malacosoma lusitanica.</i>	2 m. —

D'autres, enfin, ne demeurent immobiles qu'une seconde à peine. Tel est le cas de *Celonites abbreviatus* qui se roule en boule, mais se redresse assez rapidement, — et d'un grand nombre de Chrysides. La durée peut être plus courte, comme nous le verrons, sans être nulle cependant.

Cette durée varie donc dans des proportions extrêmes suivant les espèces, bien plus que ne le pensait HERRERA ⁽¹⁾, dont les observations portent exclusivement sur des espèces à immobilisation très brève.

HERRERA a également constaté des différences suivant les individus et mes expériences multipliées confirment cette assertion. Les essais comparatifs sur *Chrysomela cerealis*, dont on trouvera plus loin le détail ⁽²⁾, montrent que ces différences acquièrent une grande amplitude, puisque, sur dix individus, la durée n'excède pas 10 minutes pour les uns, atteint 20 minutes pour les autres et 40 minutes, sinon davantage, pour d'autres encore. Le tableau donné par HOLMES, portant sur dix Ranâtres ⁽³⁾, fournit des indications concordantes. Ces différences individuelles existent aussi chez les espèces qui restent peu de temps immobiles ; elles sont simplement d'une appréciation plus difficile. A titre d'indication, pourtant, je citerai deux exemples précis : 15 secondes à 3 m. 30 pour *Nebria cursor* ; une fraction de seconde à 26 m. 45 chez *Crioceris lilii*. TURNER ⁽⁴⁾, sur 100 larves de Fourmilion, a noté des différences du même ordre de grandeur.

HERRERA admet encore que les périodes d'immobilité sont égales pour un même individu, si elles sont produites dans les

(1) ALFONSO L. HERRERA. La Noción del tiempo en los animales. El tiempo et la biología. *Memorios y revista de la Sociedad Científica « Antonio Alzate »* t. VI, 1892.

(2) V. page 76.

(3) V. page 79.

(4) *Op. cit.*

mêmes conditions. En principe, on ne saurait le contester ; en pratique, comment le constater ? A la vérité, HERRERA donne deux séries d'expériences portant, l'une sur un Coléoptère, *Thaptor oblongus*, l'autre sur un Isopode, *Porcellio mexicanus*, et ces deux séries montrent une égalité de temps assez grande : trois excitations consécutives provoquent, chez *Th. oblongus*, une immobilité de 1 m. 8 s. et la quatrième une immobilité de 1 m. 7 s. ; chez *P. mexicanus* les trois premières excitations immobilisent pendant 13 s., la quatrième pendant 11 s., et la cinquième, de nouveau pendant 13 s. L'expérimentateur s'est appliqué à établir des conditions rigoureusement comparables ; il affirme même que « las condiciones del ataque fueran identicos en todos los casos » : d'une hauteur de 2 centimètres, il jetait sur l'animal une boulette de papier ⁽¹⁾.

Ces essais, en dépit de cette précision, ne sont guère convainquants. Ils portent sur des Arthropodes dont l'immobilité dure peu ; la limite des variations se trouve, par suite, très restreinte et un écart de quelques secondes, faible en soi, pourrait bien être relativement considérable. *Thaptor oblongus* excité par divers moyens, ne reste pas immobile plus de 2 minutes, sauf un cas d'excitation particulièrement violente — sur lequel nous reviendrons — et l'immobilisation de *Porcellio mexicanus* ne dépasse pas 25 secondes. L'expérience gagnerait à être pratiquée sur des animaux capables de subir une longue immobilisation. Mais alors, la difficulté serait de réaliser la similitude des conditions, car si l'on peut, à la rigueur, parvenir à doser l'excitation par les procédés sommaires mis en œuvre, il est plus difficile d'empêcher l'animal de changer. Or, ne change-t-il pas, d'une excitation à l'autre, du fait même de l'excitation ? Par suite, si les conditions extérieures demeurent les mêmes, l'organisme qui les subit se transforme et toute comparaison devient illusoire.

Du reste, HERRERA lui-même ne met-il pas ce changement en relief, quand il avance que la durée de l'immobilité « augmente parfois progressivement si les excitations se multiplient » ? Pour rétablir la similitude des conditions, il faudrait faire

(1) L'auteur n'a pas songé au point d'application de l'excitation qui, nous venons de le voir, n'est pas sans importance.

varier l'excitation en fonction de la modification subie par l'animal. Comment y parvenir ? Contentons-nous donc d'une affirmation de principe.

3. Immobilisations successives

D'ailleurs, au point de vue de la connaissance des phénomènes, il est plus important d'examiner si, vraiment, la durée de l'immobilisation croît avec la répétition des excitations. Sur ce point, HERRERA se rencontre avec FABRE ; mais cette rencontre ne donne pas à l'assertion des deux auteurs une vérité plus grande, car ni l'un ni l'autre ne s'appuient sur des faits concluants. HERRERA donne les résultats obtenus avec huit Arthropodes, sur chacun desquels il n'a fait qu'un nombre insuffisant d'essais : deux seulement pour *Necrobia rufipes*, *Porcellio mexicanus*, *Dermestes* sp., *Cantharis nigra*, *Thaptor oblongus*, *Curculio* sp. ; quatre pour *Chrysomela* sp. et sept pour *Heilpus*. Dans le cas de deux excitations, la seconde déterminerait, d'après le tableau dressé par l'auteur, une immobilité plus longue ; quand le nombre des excitations dépasse deux, toute conclusion ferme semble au moins aventurée. Si, en effet, les quatre excitations portées sur *Chrysomela* donnent successivement 0' 20", 0' 50", 2' 35" et 5' les sept excitations portées sur *Heilpus* donnent 0' 35", 0' 35", 0' 30", 0' 35", 1' 30", 1' 06", 1' 40", série qui n'a certainement pas la signification précise que son auteur lui attribue. J.-H. FABRE, il est vrai, a obtenu une série rigoureusement croissante avec *Scarites gigas* : 17', 20', 25', 33'. 50' ; il ne prétend pas, toutefois, qu'une telle progression soit constante et la donne seulement comme fréquente. Quelques chiffres et des expériences prolongées auraient mieux fait notre affaire. Du reste, HERRERA ne donne pas, lui non plus, la prolongation comme constante, et il admet que l'animal trouve préférable de s'enfuir quand il « reconnaît l'inutilité de ce moyen de défense ». Cette simple remarque montre toute la valeur des arguments sur lesquels reposent les conclusions.

Au surplus, il faut bien le dire, les conclusions inverses de H. PIÉRON, représentant les immobilisations successives comme de plus en plus courtes, ne reposent pas davantage sur des don-

nées suffisantes. Trois immobilisations provoquées à bref intervalle chez *Aphodius subterraneus* durent respectivement 1' 25'', 0' 30'', 0' 05''. Toutefois, reconnaissons-le, la diminution de la durée par excitations consécutives serait, physiologiquement, très vraisemblable.

En fait, ni l'une ni l'autre généralisation ne répond à la réalité. On rencontre des espèces chez lesquelles les immobilisations se prolongent en se renouvelant, d'autres où elles ne subissent aucun changement appréciable, d'autres où elles s'abrègent. Sur *Ocypus olens*, je n'ai pu obtenir, après deux immobilisations, qu'un arrêt relatif des mouvements ne survivant pas à l'excitation. Sur *Crioceris asparagi* et *Thomisus onustus*, sans faire de mesures précises, j'ai vu la période d'immobilité se raccourcir progressivement, jusqu'à devenir presque égale à la durée de l'excitation.

J'ai obtenu un résultat exactement contraire chez d'autres espèces et, chez d'autres encore, un résultat tout à fait différent.

Chez *OEdemera nobilis*, pour préciser, la première immobilisation s'obtient parfois difficilement et les suivantes deviennent de plus en plus faciles, pour durer plusieurs minutes à la quatrième ou cinquième excitation. Avec *Sphingonotus caeruleus*, les cinq premières immobilisations ne dépassent pas 2 à 3 secondes, les suivantes donnent alors la série : 3', 2' 10'', 10' 30''. Avec *Oedeleus nigrofasciatus*, j'obtiens la série : 0' 1'', 0' 1'', 18' ; un second individu donne une série comparable et, à partir de la quatrième, toutes les excitations déterminent facilement l'immobilité. Un troisième individu n'est immobilisé de façon durable (6') qu'à la trentième excitation. D'autres individus m'ont fourni des résultats analogues, soit que les premières immobilisations ne survivent pas à l'excitation, soit qu'elles leur survivent relativement peu. *Stenobothrus bicolor* et *S. pulvinatus* se comportent de la même manière : les premières immobilisations ne dépassent pas 3 ou 4 secondes, les suivantes atteignent et dépassent 2 minutes. Enfin, des indications un peu différentes m'ont été fournies par *Graphosoma lineatum*. Le tableau suivant, relatif à trois individus, est très significatif :

Premier individu : 0' 5'' — 0' 4'' — 1' — 2' 15''.

Deuxième individu : 0' 20'' — 0' 10'' — 0' 5'' — 0' 35'' — 1' 15'' — 2' 25'' — 0' 10'' — 0' 15'' — 0' 40'' — 0' 40'' — 0' 10'' — 0' 05'' — 0' 25'' — 0' 1'' — 0' 2'' — 0' 5'' — 0' 25'' — 0' 0'' — 0' 40''.

Troisième individu ; 0' 4'' — 0' 5'' — 0' 7'' — 0' 30'' — 0' 4'' — 0' 6'' — 0' 40'' — 0' 20'' — 0' 50'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 5'' — 0' 5'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 3'' — 0' 25'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 0'' — 0' 2'' — 0' 0'' — 0' 5'' — 0' 5'' — 0' 8''.

A s'en tenir aux chiffres fournis par le premier individu on conclurait que la durée augmente d'une excitation à l'autre ; mais les chiffres fournis par le second indiquent que cette augmentation atteint un maximum auquel elle ne se maintient pas ; et les chiffres fournis par le troisième suggèrent la même interprétation. Suivant toutes probabilités, les valeurs successives de la durée d'immobilisation suivent une courbe analogue chez divers Arthropodes. Chez beaucoup d'autres, l'expérimentation ne fait ressortir aucune règle de ce genre, et les individus d'une même espèce diffèrent assez sensiblement. En fait, d'une espèce à l'autre, existe une variabilité très grande et, dans une même espèce, d'un individu à l'autre. Chez *Larinus turbinatus*, j'ai pu provoquer l'immobilité une trentaine de fois consécutives, sans constater aucune différence appréciable, la durée variant entre 1 à 2 minutes. Chez d'autres, en dépit des différences marquées entre les individus, les résultats obtenus ne montrent ni augmenta-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6'	20'	2'	29'	27'	5'	1'	1'	29'	7'
2	47	13	15	4	7	7	2	64	4
6	25	14	38	17	2	9	5		11
0		15		4	9	47	6		4
5		5		6	5	2	3		9
7		2		8	3	5	2 30		5
5		14		3	9		3 30		13
8		8		2	9		9		9
7		9		2	2		7		18
4		8		5	22		3		
2				21			1 30		
2							1		
							1 30		
							2		

TABLEAU I. — Effet des excitations répétées sur *Chrysomela cerealis*.

tion ni diminution de la durée : voici, par exemple, le tableau des immobilisations successives de dix *Chrysomela cerealis*.

La lecture de ce tableau montre plutôt l'absence de toute relation constante entre la durée de l'immobilisation et la répétition des excitations, car si, dans les colonnes 1 et 8, les derniers chiffres sont particulièrement faibles, dans les colonnes 3, 6 et 10 ils sont, au contraire, élevés.

L'examen comparatif d'autres espèces conduit aux mêmes constatations, voici les chiffres fournis par cinq *Leptoiulus belgicus* pris au hasard.

1	2	3	4	5
30"	4"	5"	8"	20"
1' 50	2	0	8	1
45	0	0	0	0
5	0	1	0	0
20	10	10	0	0
20	7	0	3	0
2	32	0	3	3 50
25	0	0	0	4 15
25	0	18	0	1 55
15	0	14	4' 43	2 40
5	10	0	1 10	6 5
5	48	0	1	4 32
20	47	22	0	1 5
1	50	28	0	50
4	37	0	0	5
1 5	20	13	0	1 30
35	12		0	30
15	1' 44	Série terminée par la mort acci- dentelle du su- jet.	0	1 42
50	2 5		1	0 23
4 35	2 40		1 14	1 24
3 20	0		7 16	1 58
2 25	0		2 25	33
20	0		50	1 35
50	7		4	1 52
2 05	0		2 35	50
2 20	18		8	12 10
10 30	20 48		2 47	2 10
4 25	0		4 25	3 30
10	0		3 37	13
1 30	0		4	
2 4	0		2	
4	0		2 2	
6 23	0		52	
	0		3 23	
	14		2 13	
	0		6 40	
	4			
	1			
	0			
	0			
	3			
	12			

TABLEAU II. — Effet des excitations répétées sur *Leptoiulus belgicus*.

Chaque colonne de ce tableau correspond, en quelque mesure, à l'une des possibilités, accroissement, diminution, maximum ou absence de modifications appréciables. De même, si nous comparons les chiffres fournis par deux *Oxythyrea funesta*, un mâle et une femelle, nous trouvons pour celle-ci une série d'immobilisations presque indéfinie, tandis que nous aboutissons, pour celui-là, à la suppression de toute immobilisation durable.

♀ — 0' 15" — 1' 10" — 0' 30" — 1' — 3' — 0' 30" — 1' 3" — 0' 40" — 0' 5" — 1' 15" — 0' 20" — 0' 12" — 0' 40" — 0' 25" — 0' 15" — 0' 30" — 0, 7" — 0' 13" — 0' 15" — 0' 15" — 0' 1" — 0' 1" — 0' 30" — 0' 20" — 0' 0" — 0' 25" — 0' 30" — 0' 15" — 0' 25" — 0' 17" — 0' 20" — 0' 0" — 0' 30" — 0' 35" — 0' 30" — 0' 35" — 0' 18" — 0' 12" — 0' 15" — 0' 10" — 0' 5" — 0' 0" — 0' 30" — 0' 30" — 0' 27" — 0' 35" — 0' 25" — 0' 25" — 0' 15" — 0' 12" — 0' 25" — 0' 15" — 0' 10" — 0' 6" — 0' 22" — 0' 30" — 0' 20" — 0' 12" — 0' 4" — 0' 12" — 0' 16" — 0' 20" — 0' 12" — 0' 5" — 0' 7" — 0' 5" — 0' 35" — 0' 35" — 1' 5" — 0' 12" — 0' 5" — 0' 5" — 0' 20" — 0' 40" — 0' 8" — 0' 15" — 0' 30" — 0' 45" — 0' 20" — 0' 30" — 0' 12" — 0' 18" — 0' 17" — 0' 25" — 0' 33" — 0' 5" — 0' 35".....

♂ 0' 30" — 0' 25" — 0' 30" — 0' 40" — 0' 30" — 0' 32" — 0' 30" — 0' 20" — 0' 25" — 1' 20" — 0' 2" — 0' 25" — 0' 30" — 0' 25" — 1' — 0' 35" — 0' 35" — 0' 27" — 0' 27" — 0' 15" — 0' 20" — 0' 13" — 0' 5" — 0' 20" — 0' 42" — 0' 40" — 0' 12" — 0' 5" — 0' 5" — 0' 35" — 0' 7" — 0' 20" — 0' 10" — 0' 0" — 0' 0" — 0' 5" — 0' 8" — 0' 5" — 0' 02" — 0' 4" — 0' 6" — 0' 0" — 0' 8" — 0' 2" — 0' 2" — 0' 0" — 0' 0" — 0' 5" — 0' 8" — 0' 4" — 0' 15" — 0' 1" — 0' 1" — 0' 0" — 0' 0" — inexcitabilité.

On peut évidemment penser à un phénomène de fatigue résultant d'excitations répétées, à très courts intervalles, un très grand nombre de fois, et l'on peut admettre que les divers individus offrent, à cette fatigue, une résistance très variable. Le tableau relevé par HOLMES, et relatif à dix *Ranâtres*, donne une indication de même sens, puisque tous les individus arrivent plus ou moins vite à l'inexcitabilité.

De même, après quinze immobilisations successives provoquées sur *Pissodes notatus* en faisant jouer le reflexe antago-

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
5	6	44	17	26	38	38	115	117	125
13	70	34	37	37	32	56	35	22	35
24	38	30	31	31	15	19	25	43	30
16	31	6	11	19	8	43	10	9	37
41	14	32	73	52	7	11	9	15	31
8	15	6	35	29	4	9	3	2	12
26	5	9	46	79	2	12	16	16	22
29	17	6	48	61	2	9	4	10	20
4	8	24	21	9	3	9	1	15	42
12	10	41	6	15	2	1	1	10	41
8	3	41	13	4	1	16	0,5	7	5
4	2	19	9	6	1	8	0	8	6
4	1	3	8	6	3	3	0	7	8
4	11	5	3	3	2	1	0	6	13
1	14	11	5	2	1	2	0,5	6	5
1	4	5	3	3	0	3	0	5	2
2	2	5	2	3	0	3,5	0	3	1
1,5	3	10	3	1,5		1,5	0	3	1
1,5	3	3	3	1		2	0	7	2
0,5	8	7	3	5,5		1	0	2	2
1	3	4	3	4		0,5		1	2
1	4	8	5	9		0,5		2,5	2
1	7	3	6	5		0,5		1	1
2	1	3	7	6		0,5		1,5	0,5
1	9	3	2	3		1		0	2,5
2	8	3,5	3	1		0		0	1
0,5	1,5	2,5	1	1		0		0,5	4
0,5	4,5	2	1	2		0		0	3
0,5	8,5	2	1	0,5		0		0	4
0	1	2	2	1,5		0		0	1
0	5,5	3	4	1				0	0,5
0,5	1	5	0	2					2,5
0	0	2	0	1					3
0,5	0	1,5	0	0					2
0	0	2,5	0	0					30
0	0	1	0	0					0
0	0	0,5	0	0					0
0	0	0,5	0						0
	0	1	0						
	1	0							
	0	1,5							
	0	2,5							
	0	2							
		0,5							
		0							
		0							
		0							

TABLEAU III. — Effet des excitations répétées sur *Ranatra* (HOLMES).

niste, la seizième excitation détermine une immobilité de 2 minutes ; à la quatre-vingtième l'immobilité dure à peine quelques secondes ; elle est presque nulle à la centième.

Le relevé de WEISS⁽¹⁾ donne la même indication. Sur cinq *Calan-*

⁽¹⁾ Harry B. WEISS. Notes on the death-feint of *Calandra oryzae* L. *The Canadian entom.*, 1913.

dra oryzae il obtient, outre de grandes différences individuelles, une série d'immobilisations successives complètes, et assez durables, pour aboutir, vers la trentième, à une immobilisation simplement partielle, deux ou trois membres seulement s'allongeant le long du corps. Voici, du reste, le tableau de WEISS :

1	2	3	4	5	6
3	4	4	1	5	15
4	8	1	3	5	13
4	5	3	5	7	15
8	5	4	1	10	12
4	4	4	2	2	3
20	7	4	5	4	3
4	7	8	7	2	5
10	5	7	5	2	7
20	10	5	5	2	8
25	10	2	8	10	3
1	7	5	9	3	2
3	17	2	2	4	4
1	7	10	1	3	1
4	7	4	4	1	1
8	3	8	4	5	10
15	5	13	2	3	2
20	3	7	7	4	4
10	2	8	5	4	11
23	4	15	5	2	4
4	7	3	5	8	3
5	10	2	4	4	2
5	13	4	3	2	4
4	17	8	2	6	8
13	18	2	10	8	2
10	8	2	5	4	6

TABLEAU IV. — Effet des excitations successives sur *Calandra oryzae* ; (H.-B. WEISS).

Parfois, cependant, l'excitabilité paraît être indéfinie. C'est le cas d'*Oxythyrea funesta* femelle ; c'est aussi le cas d'une *OEdemera nobilis* que j'ai immobilisée 103 fois de suite sans constater aucun changement appréciable.

Voici les chiffres relatifs à 9 excitations :

1 ^{re} excitation.		1' 10"
2 ^e	—	0' 55"
3 ^e	—	0' 40"
51 ^e	—	0' 40"
52 ^e	—	0' 15"
53 ^e	—	1' 30"

101 ^e	excitation.		0' 30"
102 ^e	—		0' 30"
103 ^e	—		1' 20"

De même, j'obtiens avec *Podagria fuscicornis*.

1 ^{re}	excitation.		0' 20"
2 ^e	—		0' 25"
3 ^e	—		1' 45"
51 ^e	—		0' 55"
52 ^e	—		1' 20"
53 ^e	—		0' 30"
98 ^e	—		1' 3"
99 ^e	—		0' 15"
100 ^e	—		0' 55"

entre la 57^e et la 58^e se place une période d'inexcitabilité, de même qu'entre la 66^e et le 67^e : deux ou trois pressions sternales ont été chaque fois nécessaires.

Avec un autre individu de la même espèce, j'ai obtenu 100 immobilisations successives, la centième aussi facilement que les autres et d'une durée de 1' 45". Dans ce cas, même, j'ai fait jouer le réflexe antagoniste chaque fois, sauf la dernière, de sorte que 200 excitations se sont succédées rapidement, à quelques secondes d'intervalle.

A s'en tenir à une lecture hâtive et superficielle, ces divers tableaux ne donnent aucune idée nette du phénomène ; on n'y trouve qu'une série de variations individuelles, d'amplitude plus ou moins considérable. Mais si l'on consulte avec soin chacun de ces tableaux, individu par individu, on ne tarde pas à reconnaître une certaine périodicité dans la durée de l'immobilisation. Cette périodicité correspond aux faits mis en relief par M. POMPILIAN sur le Dytique ⁽¹⁾. POMPILIAN constate que l'excitabilité des centres nerveux varie d'un moment à l'autre, de sorte que des excitations de valeur comparable produisent des effets différents. Toutes les 2, 3, 4... *n* excitations, les réponses sont très fortes ; les réponses faibles correspondent à une « période réfractaire ».

(1) M. POMPILIAN. Automatisme, période réfractaire et inhibition chez les Insectes, XIII^e Congrès intern. de médecine. Paris, 1900. Sect. de phys., p. 29.

POMPILIAN met cette période sur le compte de « variations spontanées de l'énergie nerveuse ». Il semble que la succession des excitations doit pourtant intervenir dans cette « spontanéité » ; je ne m'attarderai pas néanmoins sur ce point ; le fait en lui-même suffit.

Certes, les tableaux qui précèdent ne montrent pas une périodicité très régulière. Mais de nombreuses variables entrent en jeu et il ne faut en négliger aucune. En particulier, il convient de ne pas oublier que l'intensité de l'excitation n'est jamais très exactement la même. Ces réserves faites, la période réfractaire se retrouve dans tous les cas, plus ou moins durable, plus ou moins précoce, plus ou moins fréquente. Même lorsque la durée de l'immobilisation croît pendant un certain temps, elle décroît ensuite et atteint parfois zéro ; c'est ce que nous voyons chez *Graphosoma lineatum*, par exemple. Et lorsque les possibilités d'immobilisation paraissent indéfinies, on n'en constate pas moins des périodes réfractaires, que j'ai précisément notées à propos de *Podagrica fuscicornis*. Souvent ces périodes ne surviennent qu'après une longue série d'excitations, ainsi qu'il ressort du tableau de HOLMES. Dans ce cas particulier, l'inexcitabilité suit une période d'immobilisation très courte ; mais le fait ne paraît pas général.

Du reste, les différences individuelles sont considérables. Outre celles qui ressortent de la lecture des divers tableaux, je signalerai un *Oxythyrea funesta* chez lequel toute excitation demeurerait sans effet après la dixième immobilisation ; je n'ai pu obtenir la onzième qu'après huit excitations infructueuses. Chez certaines espèces, l'inexcitabilité survient d'une façon très précoce et dure assez longtemps, tel *Ocypus olens*, qui devient inexcitable après deux immobilisations, ou encore *Pirates stridulus*, chez qui elle survient de la même manière et ne cesse qu'après un long repos.

Toutefois, ces différences mises à part, la marche des phénomènes présente un parallélisme marqué d'un Arthropode à l'autre. La période réfractaire ne se manifeste pas forcément par une inexcitabilité absolue, elle se manifeste aussi par une abréviation très sensible de l'immobilisation. Celle-ci peut toujours être obtenue si l'intensité de l'excitant augmente. Chez *Stilbum splendidum*, par exemple, que l'on immobilise un grand nombre de fois consécutives par pression du thorax, un moment vient où

l'excitation ne donne pas à l'animal son attitude ordinaire : le thorax n'arrive pas en contact immédiat de l'abdomen, le corps demeure simplement fléchi. Mais alors, en insistant, en accentuant la pression, on détermine la flexion complète. J'ai fait des constatations analogues sur *Thomisus onustus*, et l'on pourrait certainement les généraliser.

Elles nous conduisent à examiner la question même de l'intensité de l'excitation. HERRERA a tenté quelques essais dans ce sens ; mais précisément ils ne fournissent aucune indication sur la valeur de l'intensité mise en jeu. Comment mesurer l'action exercée en comprimant un animal avec l'extrémité d'un doigt ou en laissant tomber sur lui une goutte d'eau ? Nous ne jugerons de l'intensité que par la durée de l'immobilisation, ce qui est une incontestable pétition de principes, puisque nous voulons apprécier la durée en fonction de l'intensité. Un seul des procédés employés par HERRERA vaut d'être retenu, non qu'il comporte une mesure, même approximative, mais parce qu'il correspond à un traumatisme violent. Il s'agit de l'amputation d'une patte ; peut-être l'excitation ainsi produite atteint-elle le maximum d'intensité possible. En tout cas, l'immobilisation qui en résulte est la plus longue relativement à l'Insecte mis en expérience, elle dure 8 minutes. Le fait de l'immobilisation par ce moyen, et sa durée, — l'intensité mise à part — doit être retenu ; nous le retrouverons, quand le moment viendra de rechercher la nature et le mécanisme du phénomène.

Touchant les rapports de l'intensité de l'excitation et de la durée de l'immobilisation, nous ne possédons aucun autre document précis, en dehors des données que je viens de mentionner. Une instrumentation compliquée et délicate donnerait seule quelques résultats, abstraction faite des modifications constantes que subit l'organisme étudié. Les indications de TURNER sur ce point n'ont, de l'aveu même de l'auteur, aucune signification.

4. La température et la lumière

D'autres facteurs interviennent-ils qui modifient l'immobilisation ? J. H. FABRE soulève la question de la température et de la lumière. Il constate qu'en le plaçant à une température « d'une

douzaine de degrés au-dessous de l'air ambiant » *Capnodis tenebricosa* demeurait immobile plus de cinq heures, tandis que, dans les mêmes conditions, l'immobilité de *Scarites gigas* ne dépasse pas la moyenne habituelle pour cet Insecte. FABRE remarque que *S. gigas* vit d'ordinaire à des températures relativement basses, à l'opposé de *C. tenebricosa* qui vit toujours en plein soleil. Par suite, la seconde expérience ne contredit pas la première. La remarque ne manque pas de justesse, mais il fallait alors placer *S. gigas* dans des conditions relatives qui fussent comparables et auraient rendu l'expérience significative. Du reste, pour tout animal à température variable, le résultat de l'expérience semble évident *a priori*. L'observation courante montre que le froid engourdit les Insectes et que leur activité croît à mesure que la température se rapproche d'un optimum, spécial à chaque espèce. L'immobilisation reçoit nécessairement le contre-coup de l'élévation ou de l'abaissement de température.

Sans avoir fait des mesures précises, j'ai constaté que la paralysie produite chez les Zygènes par pression de l'aile, peu durable en général, durait moins encore lorsque la température extérieure était très élevée. Mais pour obtenir à cet égard des données positives, le mieux est de choisir un Arthropode qui vive dans des conditions de température relativement constantes. Tel est le cas des Insectes aquatiques. Aussi faut-il attacher une grande importance aux expériences de HOLMES sur *Ranatra*. Elles montrent, d'une manière assez nette, que l'immobilité persiste d'autant plus que la température est moins élevée. La moyenne du temps, pour 8 individus soumis à une température oscillant entre 10° et 14° C., est de 137 minutes, tandis qu'elle est de 51 minutes à 22°, de 43 minutes à 30° et de 23 minutes à 34°. Seule, en la circonstance, la moyenne compte et efface des différences individuelles assez notables.

Ces données trouvent confirmation dans les recherches de TURNER sur la larve d'un Fourmilion, animal dont le genre de vie comporte aussi une certaine constance thermique. Jusqu'à 75° F., TURNER constate que la durée maximum varie directement avec la température et qu'il n'y a plus, au delà, aucune relation définie.

L'influence de la température est ainsi nettement définie dans le sens positif.

Quelle sera celle de la lumière? J. H. FABRE déclare que *S. gigas* immobilisé et placé en pleine lumière reprend aussitôt son activité. FABRE n'ajoute pas, et la remarque a cependant son importance, que cet Insecte vit habituellement, sinon à l'obscurité, du moins à la lumière diffuse. Les essais de HOLMES sur *Ranatra* ont une précision plus grande. Ils montrent que l'immobilité dure davantage à la lumière diffuse qu'à la lumière éclatante, 116 minutes en moyenne, au lieu de 75'8. On peut, il est vrai, se demander dans quelle mesure la lumière ne modifie pas la température, et si les expériences de cet ordre ne se confondent pas en partie avec les précédentes. Il est néanmoins significatif que les Ranâtres exposées à la lumière mouvante restent immobiles moins longtemps que celles qui sont exposées à une lumière fixe. Les moyennes sont 11,2 et 11,4 minutes dans le premier cas; 34,2 et 30,2 minutes dans le second. L'effet de la température se ferait évidemment sentir à la lumière fixe en abrégant l'immobilisation, et c'est précisément une prolongation qui se produit.

Mes propres expériences apportent des données tout à fait concordantes et à l'abri des causes d'erreur. J'ai tout d'abord constaté que *Schizophyllum mediterraneum*, Myriapode vivant à l'obscurité ou à la lumière diffuse, est beaucoup moins facilement immobilisable, et d'une façon moins durable, à la lumière éclatante qu'à l'ombre. Quand il est immobilisé à la lumière diffuse et qu'on projette sur lui un rayon de soleil, il reprend son activité très rapidement, bien avant que l'élévation de température ait pu se faire sentir. Suivant toute évidence, les rayons lumineux, frappant sur les yeux, déclenchent le réflexe antagoniste. Bien entendu, il ne s'agit ici que d'excitations purement sensibles; les rayons lumineux mettent en jeu la sensibilité générale des yeux, de la même façon qu'une pression ou une friction mettent en jeu la sensibilité générale du corps.

Aucun Arthropode ne paraît insensible aux excitations lumineuses. L'effet est particulièrement net chez ceux qui vivent d'ordinaire à l'ombre ou à l'obscurité, mais on peut le mettre en évidence chez la plupart de ceux qui vivent en plein soleil. J'ai tout d'abord placé certains d'entre eux, *Calopteryx splendens* en particulier, sous une cloche opaque. L'immobilisation se trouve augmentée du simple au double, de 10 minutes à 20 minutes en

moyenne. Le procédé, néanmoins, comporte une cause d'erreur, car la cloche intercepte ou atténue un grand nombre d'influences extérieures. Le mieux est d'oblitérer les yeux au moyen d'une couche de vernis. De cette manière, toutes les conditions demeurent sensiblement comparables, seul l'éclairement change. Le détail de ces expériences trouvera plus utilement sa place dans un chapitre suivant, avec des chiffres à l'appui. J'en retiens ici le fait que la suppression des excitations lumineuses, chez tous les Arthropodes soumis à l'expérience, accroît nettement les possibilités d'immobilisation; ces excitations interviennent donc constamment à titre d'excitation antagoniste. Chez les Arthropodes qui vivent normalement en pleine lumière, celle-ci détermine une sorte d'excitation permanente qui passe inaperçue; chez les Arthropodes qui vivent à l'abri du soleil, un éclairement intense provoque une vive réaction; mais il ne s'agit que d'une question de degré. En certains cas, cependant, l'éclairement entraîne l'immobilité ou, du moins, facilite l'immobilisation, *Carausius morosus* en est un exemple frappant. Cet Orthoptère n'est actif que la nuit ⁽¹⁾; le jour, il reste fixé sur son support et ne se déplace guère. On l'immobilise avec la plus grande facilité tant qu'il est sous l'influence de la lumière, et beaucoup moins facilement à l'obscurité. Chez lui, les rayons lumineux favorisent les excitations immobilisantes.

Telles sont les données relatives aux diverses influences externes que nous possédions. TURNER, en outre, a examiné l'influence de la *faim* et n'a constaté aucune modification de l'immobilisation qui soit en rapport constant avec l'inanition. « Apparemment, conclut-il, il y a quelque facteur interne (physiologique) non relevé par mes expériences ». J'ai fait, pour ma part, une constatation précise, et que je n'aurai point rapportée sans cette assertion de TURNER. Un *Machimus pilipes*, qui était demeuré pendant 48 heures renfermé dans un bocal sans aucune nourriture, se comportait exactement comme ceux que je venais de capturer. Seulement ses réactions étaient considérablement ralenties. Je pouvais le manipuler de toutes les manières, le placer dans les positions les plus diverses avec la plus grande facilité; l'immobilisation se prolongeait parfois pendant plus d'une

⁽¹⁾ Henri PIÉRON. Le rythme des attitudes mimétiques chez un Phasmide, le *Dixippus morosus*. *Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, 1910.

heure et demie. Sans aucun doute possible, le ralentissement marqué du métabolisme de l'animal affamé constitue un « facteur interne » de la plus grande importance.

5. Le retour à l'activité

Quelles que soient les conditions extérieures de l'immobilisation, le retour à l'activité, normal ou provoqué, se produit d'une manière comparable pour une même espèce, mais différente d'une espèce à l'autre. Quelques précisions à cet égard ne seront pas inutiles.

Chez un très grand nombre d'Arthropodes, les mouvements reprennent d'une manière brusque ; chez un très grand nombre d'autres, d'une manière lente. A la première catégorie appartiennent les Lépidoptères. Que l'immobilisation dure longtemps ou peu, l'animal se redresse subitement et s'envole. A la seconde appartiennent la plupart des Coléoptères et des Diptères. Le retour à l'activité commence par un mouvement des antennes ou des tarsi, mouvements dont l'amplitude faible tout d'abord augmente plus ou moins vite. Chez *Chrysochroma bipunctatum*, par exemple, les tarsi postérieurs et moyens commencent à se mouvoir, tandis que les antérieurs demeurent immobiles. Petit à petit les mouvements gagnent les membres moyens en entier, deviennent de plus en plus amples et fréquents, puis les pattes postérieures se remuent à leur tour, s'étendent, s'arc-boutent sur le sol. Les pattes antérieures n'ont pas encore bougé ; leur tour vient enfin, l'animal se redresse complètement au bout d'une quinzaine de minutes. *Volucella zonaria* se comporte d'une manière analogue, sauf que la reprise des mouvements commence par les pattes postérieures.

Naturellement, ces divers modes de retour à l'activité n'ont aucun rapport avec l'interprétation qu'en donnent divers auteurs. Les Insectes reprendraient les mouvements avec précaution, afin de « se rendre compte si le danger est passé » ; certains d'entre eux commenceraient par « explorer » en remuant les antennes. Ces assertions sont dénuées de sens et ne reposent sur rien. Du reste, la localisation des premiers mouvements le démontrerait s'il était nécessaire. Si, chez les Diptères, ils se localisent dans les

membres, chez les Lépidoptères et les Névroptères, ils se localisent nettement dans les ailes; lorsque l'animal est sur le dos, un coup d'aile le redresse instantanément, sans aucune « exploration » préalable; la mobilisation des pattes ne se produit d'une manière appréciable qu'au moment où l'animal entre en contact avec le sol par sa face ventrale. Cette constatation mérite d'être retenue; elle nous aidera tout à l'heure à analyser le mécanisme même de l'immobilisation.

6. Immobilisation et immobilité simple

Auparavant, il convient de préciser encore, et par une autre voie, le fonctionnement des réflexes en comparant l'animal immobilisé à l'animal qui demeure simplement immobile. La distinction n'a rien de subtil. H. PIÉRON l'a faite avec netteté ⁽¹⁾ en opposant « l'immobilité volontaire » à l'immobilité purement réflexe. HOLMES de son côté a bien constaté des différences chez *Ranatra* comme chez les Amphipodes terrestres ⁽²⁾ et opposé, dans une certaine mesure, la *deceptive quiet* à la « simulation de la mort »; mais l'opposition se résout dans une ressemblance qu'il croit fondamentale. Même, à propos des *Orchestida*, il assimile franchement les deux phénomènes et affirme que l'immobilité simple, procurant un avantage à certains organismes, serait devenue, chez eux, la « simulation de la mort ». *Talorchestia longicornis*, par exemple, très actif durant la nuit, se tient enfoncé dans le sable pendant le jour, le corps fortement fléchi, les membres allongés, les antennes recourbées sur le thorax. Si on saisit l'animal dans cette position, il ne fait aucun mouvement; abandonné à lui-même, il redevient actif au bout d'un temps, saute et s'enfouit à nouveau dans le sable. *Orchestia agilis* conserve aussi l'immobilité dans des conditions analogues, mais entre en mouvement dès qu'on le touche un peu fortement. Suivant HOLMES, la caractéristique essentielle de tous ces animaux serait le *thigmotactisme*, l'attraction qu'ils subiraient de la part des corps solides, l'instinct d'entrer en contact avec eux et l'immobilité produite par la prise de contact. Ce thigmotactisme,

⁽¹⁾ H. PIÉRON, *op. cit.*, 1908.

⁽²⁾ S. J. HOLMES. Death feigning in terrestrial Amphipods. *Biological Bulletin*, 1903.

très général chez les Amphipodes terrestres et aquatiques, montrerait de la part de ces derniers une tendance à l'habitat terrestre. Entraînés sous les Algues et les rochers, dans le sable ou la vase, ils y trouveraient protection et nourriture ; par sélection, les individus chez qui l'immobilité thigmotactique dure le plus longtemps auraient persisté seuls ; puis la permanence du contact aurait peu à peu cessé d'être nécessaire au maintien de l'immobilité et un contact très bref suffirait pour provoquer la « réponse instinctive » : l'immobilité serait devenue l'immobilisation.

Il s'agirait donc d'un phénomène assez particulier, différent de l'immobilité observée par le même auteur chez la Ranâtre ; cet Insecte ne possède aucune propriété « thigmotactique » et la « simulation de la mort » reconnaîtrait chez lui une genèse tout à fait à part. A vrai dire, divers détails de l'exposé de HOLMES donnent à penser que l'auteur américain fait entièrement fausse route ; les phénomènes sont essentiellement comparables chez tous les Arthropodes, à la condition de les étudier avec soin.

Sans discuter le rôle accordé à la sélection, il suffit de constater que, dès qu'on touche *Orchestia agilis* immobile, il se met à sauter ; *O. palustris* en fait autant et *Talorchestia longicornis* ne « simule » guère la mort que lorsqu'on le manie « même brutalement », entre les doigts. Livré à lui-même, il exécute fréquemment quelques sauts dans le sable, s'enroule, saute à nouveau et ainsi de suite. Que dissimule exactement la théorie de HOLMES ?

En étudiant plusieurs *Gammarus fluviatilis* Rös, Amphipode d'eau douce, j'ai réussi à analyser le phénomène avec une précision plus grande que ne le permet l'étude d'un Amphipode terrestre. Au centre de cristallisoirs d'un diamètre de 30 centimètres environ, je dispose un caillou plat long de 5 centimètres et large de 3, s'appuyant en plan incliné sur un second caillou haut de 1 centimètre ; je verse dans le récipient une quantité d'eau suffisante pour obtenir une hauteur de 6 à 7 centimètres et j'immerge les Crevettes. Celles-ci exécutent aussitôt deux ou trois tours complets autour du cristallisoir, en se tenant au voisinage immédiat de la paroi de verre ; puis elles se dirigent vers le dispositif central, passent sous le caillou plat, s'accolent à sa face inférieure et deviennent immobiles. La moindre excitation les

fait d'ailleurs sortir. Si, au cours de ses évolutions, je réussis à placer une Crevette entre les mors larges d'une pince l'*effleurant à peine*, elle s'arrête, se recourbe et ne bouge plus pendant un instant ; le contact, même léger, semble donc provoquer un phénomène d'arrêt chez ce Crustacé : il reste immobile.

Deux hypothèses se présentent alors : le Gammare est-il attiré par le corps solide, y a-t-il thigmotactisme et immobilisation ? ou bien immobilité simple corrélative de certaines conditions extérieures ? Sans aucun doute, la seconde hypothèse correspond seule à la réalité. Pour le montrer, je remplace les deux cailloux placés au centre du cristalliseur par une lame de verre assez épaisse et de même surface reposant sur une tige de verre. Les Gammars tournent autour du récipient en frôlant les parois, s'arrêtant parfois durant quelques fractions de seconde ; ils tournent indéfiniment, sans marquer aucune tendance à aller vers le dispositif central transparent. Je rapproche alors celui-ci de la paroi du cristalliseur, de manière que les Crevettes le rencontrent forcément au cours de leurs évolutions. Effectivement, elles s'engagent sous la lame de verre ; aussitôt elles s'arrêtent dans l'attitude ordinaire du repos, le corps plié, les appendices étendus ; mais elles ne conservent pas longtemps cette attitude et se mettent à tourner sous la lame, tantôt dans un sens, tantôt dans un autre. Je replace le dispositif au milieu du bocal et je recouvre la lame de verre avec le caillou plat : après avoir fait plusieurs tours en suivant la paroi, les Gammars se dirigent les uns après les autres vers la lame de verre, y reviennent bientôt, l'abandonnent à nouveau et ainsi de suite pendant un long quart d'heure... Je reconstitue alors le dispositif initial, pierre plate sur caillou : les Crevettes s'engagent rapidement à son intérieur et y demeurent indéfiniment.

Donc, de deux dispositifs équivalents par la masse et de surface égale, l'un transparent, l'autre opaque, le premier n'attire pas, le second paraît attirer les Crevettes. Si elles vont sous le premier, elles n'y demeurent pas ; une fois sous le second elles y demeurent. Avec un dispositif intermédiaire quant à la transparence, elles se comportent de façon intermédiaire. La conclusion s'impose : la différence de comportement tient à une différence d'éclairement. Les *Gammarus*, et probablement aussi les *Orchestidæ*, sont lucifuges ; le fait apparaît avec netteté dans mes

expériences. Tant que les Crevettes nagent autour du cristallin, les yeux tournés vers le dehors, elles demeurent au contact de la paroi et continuent à nager en cercle ; mais dès qu'un obstacle quelconque les dévie et que leurs yeux regardent vers le dispositif opaque, les Crevettes nagent aussitôt vers lui. J'ai provoqué ce résultat en plaçant un brin de paille devant les Gammarus ; mais il suffit qu'ils viennent cogner contre les parois du cristallin ou se heurtent entre eux. Aussi longtemps qu'aucun obstacle matériel ne modifie l'orientation des yeux, les Crevettes restent à la périphérie du récipient. La masse du corps solide n'exerce par elle-même aucune action à distance, elle l'exerce d'autant moins que la paroi du cristallin jouerait, à cet égard, un rôle antagoniste : la masse n'intervient donc que dans la mesure où, interceptant les rayons lumineux, elle place l'animal entre deux zones différemment éclairées ; il va vers la moins éclairée. Une fois qu'il a gagné cette zone, une adhésion se produit effectivement entre le caillou et lui, mais c'est une adhésion purement physique, une action moléculaire qui s'établit entre deux corps quelconques immergés. Le « thigmotactisme » se réduit ainsi à un phénomène très banal.

L'adhésion, dans tous les cas, n'a sur les Crevettes aucune action immobilisatrice. La preuve en est que, logée sous une lame de verre, elle ne cesse de remuer, en dépit du contact, tournant sur elle-même et finissant par sortir du dispositif ; elle ne demeure pas davantage sous la lame de verre recouverte d'un caillou. C'est que, dans le premier cas comme dans le second, le contact avec le verre ne modifie pas l'action motrice de la lumière, et les mouvements continus ne tardent pas à dégager l'Amphipode de l'adhésion physique. La lumière produit le même effet à tous les degrés, aussi bien lorsqu'elle pénètre de toutes parts dans le dispositif que lorsqu'elle est partiellement interceptée. Je n'ai pas observé de différence très sensible entre les deux cas : *Gammarus fluvialilis* est, avant tout, au point de vue qui nous occupe, un lucifuge strict.

Une fois à l'obscurité, et à l'obscurité seulement, le Gammarus demeure immobile, non qu'il ait perdu la possibilité de se mouvoir, mais parce qu'il ne subit plus l'excitation produite par les rayons lumineux ; le moindre attouchement provoque son activité. Le contact ne l'immobilise donc pas à proprement parler,

seulement, étant doué d'un rythme nycthémeral très net, l'Amphipode reste inactif pendant le jour et prend une attitude de repos une fois à l'abri de la lumière ; il la prend constamment dans ces conditions, puisqu'il suffit de l'encadrer avec les mors d'une pince : la suppression brusque d'une grande partie des rayons lumineux produit un effet immédiat, mais très peu durable, car les rayons qui arrivent en avant et en arrière déterminent bientôt la reprise des mouvements. En fait, la lumière maintient l'Amphipode à l'obscurité, et il ne redevient actif que la nuit, lorsque les substances nutritives l'attirent : en aucune façon il ne saurait s'agir de « thigmotactic responses » ; quoique immobile l'animal n'en réagit pas moins à toute excitation qui survient, ainsi que HOLMES, d'ailleurs, le constate chez les Amphipodes terrestres. Une excitation quelconque portant sur une partie quelconque du corps, y compris les organes sensoriels, le met en mouvement : l'animal *immobile* n'est pas *immobilisé*.

C'est une immobilité de même ordre que nous observons chez plusieurs Arthropodes. La Mante religieuse, par exemple, conserve souvent une immobilité très prolongée ; aucune partie de son corps ne bouge ; mais dès qu'un Insecte passe à côté d'elle, aussitôt elle tourne la tête vers lui et suit tous ses mouvements, sans déplacer ni ses pattes ni son thorax. Touchez cette Mante immobile, elle se déplace immédiatement ; placez devant elle les branches d'une pince, elle se redresse et lance ses pattes ravisseuses en avant ; emprisonnez dans sa cage un gros Diptère bourdonnant, une Volucelle, elle déploie ses ailes qui crissent violemment. Une telle immobilité ne ressemble en rien à celle de la même Mante immobilisée par pression directe d'une zone déterminée du corps : elle git alors sur le dos ou sur le côté et rien ne réussit à provoquer un mouvement de la tête ou des membres : pincez un fémur, touchez le thorax, elle demeure inerte ; faites passer devant ses yeux un *Caloptenus* vivant, elle ne bouge pas davantage ; une partie notable de son corps a cessé d'être excitable ; les excitations sensorielles ne produisent aucun effet.

Carausius morosus se comporte de la même manière. Durant le jour, il se tient immobile, mais un attouchement léger le met en mouvement. Si on le prend avec précaution, il s'agite et se met en marche quand on le lâche. Une fois immobilisé, il n'est

plus sensible, comme la Mante, qu'à des excitations étroitement localisées.

Hispa testacea L., étudiée par PIÉRON, présente des faits comparables. Ce Coléoptère demeure immobile sur les feuilles de Cistes, mais il suffit de le toucher, de l'effleurer pour le faire déplacer. Du reste, alors que ni ses pattes ni son corps ne bougent, il n'en ronge pas moins la feuille, sans mouvement apparent de la tête. En l'état d'immobilisation, facile à provoquer par pression sternale, la majeure partie de son corps devient insensible.

Diverses Araignées, les Thomisides entre autres, restent des heures, peut-être des jours, sur une fleur, sans bouger. Il suffit, néanmoins, qu'un Insecte vienne agiter leur substrat pour qu'aussitôt elles se précipitent et capturent leur proie. Immobilisées au contraire, elles ne répondent qu'à des excitations portant directement sur les tarses ou la région des orifices génitaux.

Les Lépidoptères du groupe des *Catocala*, suivant la remarque de GROTE ⁽¹⁾, demeurent également immobiles de longues heures, mais s'envolent au moindre ébranlement de l'air. Or, comme je l'ai constaté sur *Catocala sponsa*, l'immobilisation vraie, quand elle s'obtient, supprime cette extrême sensibilité.

Enfin HOLMES lui-même n'a-t-il pas constaté, chez *Ranatra* immobilisée, une étonnante insensibilité, tandis qu'elle « se montre attentive à ce qui passe autour d'elle » dans les conditions habituelles ?

Une inexcitabilité relative caractérise donc l'état d'immobilisation et l'oppose à l'état d'immobilité, quelque soit l'animal considéré. L'inexcitabilité porte constamment sur les zones sensorielles, les yeux tout au moins, et sur un grand nombre de zones de sensibilité générale. Par là s'expliquent les possibilités de transport, de manipulations, de traumatisme même, qui ne déterminent aucune réaction motrice. SCHMIDT s'est étonné que les *Carausius* immobilisés puissent supporter des amputations sans manifester la moindre réaction, et il en a tiré la conclusion que l'animal était entièrement insensible. CH. DE GEER ⁽²⁾ avait déjà remarqué que la « Vrille opiniâtre » (*Anobium strictum* OLIV.)

⁽¹⁾ A. R. GROTE. Characters of protection on defence in Insects. *The canadian entomologist*, 1888, p. 154.

⁽²⁾ CH. DE GEER. *Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes*, t. IV, 1764, p. 223.

en état de mort apparente supporte, sans remuer, l'épreuve du feu jusqu'à ce que la mort vraie s'ensuive. De plus, il n'est pas impossible que certaines amputations déclenchent les réflexes immobilisateurs, ainsi qu'il résulte des expériences de HERRERA. Dans tous les cas, l'excitation inhibitrice, arrêtant tout mouvement, anesthésie du même coup une grande partie de la surface du corps. Néanmoins une autre partie des téguments, restreinte celle-ci, demeure constamment excitable et devient le point de départ du réflexe antagoniste.

L'origine de la différence qui sépare l'animal immobilisé de l'animal immobile réside dans le fait de la persistance ou de la suppression du contact des tarsi avec le substrat; le premier ne subit plus les excitations permanentes qui maintiennent au second son activité, en contrebalançant les excitations immobilisantes. La Mante sur un végétal quelconque, l'*Hispa* sur une feuille de Ciste adhèrent fortement à leur support et reçoivent une sorte d'excitation tonique qui, sans entraîner des déplacements constants, déterminent un état d'activité potentielle que la moindre excitation rend aussitôt actuelle. Ces excitations toniques des tarsi n'interviennent évidemment pas seules. Sur les animaux aquatiques, l'eau exerce des excitations de même ordre à la surface des téguments; aussi ces animaux sont-ils moins facilement immobilisables dans l'eau que hors de l'eau, comme le montrent les observations de HOLMES sur *Ranatra* et les miennes sur *Nepa cinerea*. D'autres Arthropodes, tels que les Amphipodes, mettent, en s'enroulant dans le sable, la plus grande partie de leur surface tégumentaire au contact d'un corps résistant qui, loin de produire l'immobilisation, maintient également l'état d'activité.

Entre les deux états, la différence est donc bien tranchée. Sont-ils reliés par une relation génétique? La généralisation expérimentale que je donne à l'immobilisation permet de nier l'existence de cette relation, puisqu'elle montre que la plupart des Arthropodes, sinon tous, sont immobilisables, qu'ils aient ou non tendance à demeurer immobiles. On s'expliquerait mal, d'ailleurs, qu'après s'être transformée en un état d'immobilisation, l'immobilité simple persistât cependant: or, les deux états coexistent très fréquemment. Au surplus, quel avantage la perte

de l'excitabilité procurerait-elle à l'animal ? cette perte, et plus spécialement celle de l'excitabilité sensorielle, semble bien plutôt préjudiciable, puisqu'elle enlève toute possibilité d'échapper au moment opportun. La sélection darwinienne conduit ainsi, souvent, à une analyse incomplète et à des comparaisons superficielles, en présentant comme données des interprétations mal fondées. En la circonstance, elle conduit à confondre deux états tout différents : l'immobilité simple est un état physiologique qui ne modifie aucun des rapports de l'organisme avec le milieu ; l'immobilisation en est un autre qui modifie sensiblement ces rapports en les restreignant. Il n'y a rien dans le premier qui puisse conduire au second ; les deux états sont complètement distincts.

7. Les degrés de l'immobilisation

Ces précisions acquises, nous pouvons utilement examiner jusqu'à quel point le réflexe d'immobilisation est une propriété générale à tous les Arthropodes. Les faits exposés dans le chapitre II montrent que cette propriété est au moins très répandue ; mais ils montrent aussi que, exception faite des variations individuelles, certaines espèces sont beaucoup moins immobilisables que d'autres ; quelques-unes, même, paraissent réfractaires à toute immobilisation. Le sont-elles réellement, et faut-il établir, à ce point de vue, une démarcation entre deux groupes tranchés d'Arthropodes ? En aucune manière. Jusqu'ici, je n'ai étudié le réflexe immobilisateur que dans le cas où l'immobilisation survit à l'excitation. Cette survivance, en effet, permettait seule de procéder à une analyse suivie, à mettre en relief, par exemple, le réflexe antagoniste. Néanmoins, cette survivance ne caractérise nullement l'immobilisation ; pour la caractériser, il suffit que le réflexe existe, que l'effet d'une pression portant sur une partie déterminée du corps arrête tout mouvement pendant que cette pression s'exerce. Or, ainsi comprise — et comment la comprendre autrement ? — l'immobilisation est un phénomène très général, on peut admettre que tous les Arthropodes possèdent une ou plusieurs zones dont l'excitation détermine un arrêt de l'activité.

J'en ai acquis la preuve en examinant avec attention la façon

dont se comportent les Arthropodes « réfractaires », ou paraissant tels. A s'en tenir aux apparences, la plupart des Lépidoptères du groupe des Hespérides résistent aux excitations immobilisantes ; ils possèdent pourtant le réflexe. Dès que l'on prend entre les doigts un *Syrichtus* ou toute autre espèce du même groupe, et que l'on serre légèrement les deux ailes à la base, les pattes se replient aussitôt et conservent cette position aussi longtemps que dure la pression. *Lycæna argus* et d'autres Lycènes se comportent de même ; chez quelques individus l'immobilisation survit un très court instant, une ou deux secondes, à l'excitation ; j'ai fait des constatations analogues sur *Papilio podalirius*.

La pression des antennes immobilise également, tant qu'elle s'exerce, un certain nombre d'Insectes. Mes essais ont porté, outre plusieurs Fourmis, sur divers Coléoptères : *Lagria hirta* L. dont les pattes se replient sous le thorax, *Leptura cordigera* FUESSLIN, que la pression d'une seule antenne immobilise parfois, mais que la pression simultanée des deux antennes, au voisinage de leur insertion, immobilise constamment. Quelquefois, après plusieurs excitations successives, l'immobilisation survit une ou deux secondes, à la pression.

La pression sternale immobilise *Carabus auratus* L. et *C. auronitens* pendant qu'elle s'exerce. Elle est moins efficace chez *Tenebrio molitor*. Sans doute, elle provoque l'extension des pattes, qui se placent perpendiculairement sur le plan horizontal, mais les mouvements reprennent parfois avant que l'excitation ne cesse. Le réflexe est peu marqué ; il n'en existe pas moins. Du reste, la pression des appendices provoque une immobilisation qui dure autant que l'excitation, avec cette restriction que les antennes et les palpes ne cessent d'osciller faiblement.

Ce n'est pas tout. Entre la survivance de l'immobilisation et sa disparition quand cesse l'excitation, existe toute une série de transitions constituées par les individus chez lesquels, après plusieurs immobilisations successives les excitations ne provoquent plus que des arrêts momentanés. Chez *Epilachna argus*, par exemple, la pression sternale détermine l'immobilisation avec une remarquable facilité. Chez certains individus, néanmoins, l'immobilisation cesse d'être durable après 4 ou 5 excitations.

Il faut tenir compte, enfin, de la difficulté qu'il y a parfois à rencontrer la zone sensible. Je n'ai réussi à provoquer chez

Cerceris ornata que des arrêts strictement liés à l'excitation bilatérale du thorax. L'immobilisation durable de cet Hyménoptère est cependant possible, et j'en ai eu la preuve sous les yeux. Ayant enfermé dans un tube un *Cerceris* avec un *Halictus*, tous deux s'agitent vivement et se bousculent un peu de toutes les manières. A un moment donné, l'*Halicte* se retire à l'une des extrémités du tube et j'aperçois le *Cerceris*, à l'autre extrémité, couché sur le dos et parfaitement immobile, les pattes étendues. L'animal n'est, pourtant, ni mort ni blessé, le moindre contact lui rend toute l'activité. Selon toute évidence l'immobilisation survit à l'excitation, mais je n'ai pas su trouver la zone véritablement sensible sur laquelle se serait exercée l'action efficace.

En définitive, les effets du réflexe immobilisant se manifestent de façons très diverses et en fonction de variables nombreuses, parmi lesquelles il faut tenir le plus grand compte des excitations antagonistes. Il faut écarter celles-ci pour que l'immobilité se produise et persiste ; elle ne dure parfois qu'un instant extrêmement bref, précisément parce qu'une action mobilisante intervient presque aussitôt. A tous les Arthropodes qui tombent « à l'approche d'un danger », pour employer l'expression de HOLMES, il ne faut rien autre chose que le jeu rapide de ces influences contraires. Lorsqu'un ébranlement quelconque frappe la Galeruke de l'Orme ou la Criocère de l'Asperge, cet ébranlement déclenche aussitôt le réflexe, et d'une manière assez forte pour provoquer le décollement des tarses. Ainsi soustrait aux excitations mobilisantes, l'animal tombe. Souvent il tombe jusqu'à terre ; mais souvent aussi le frottement de l'air sur les téguments met en jeu le réflexe antagoniste, l'Insecte ouvre les ailes et s'envole. Parfois encore, le décollement des tarses détermine une secousse et ce mouvement, si bref soit-il, permet à l'Insecte de se raccrocher à la branche voisine : aussitôt les excitations tarsales recommencent et rétablissent l'état d'activité. Du reste, le frottement de l'air suffit à produire le même résultat ; il équivaut à l'excitation que l'on exerce en soufflant légèrement sur l'animal ; cette excitation est de même ordre que celle qu'exerce le frottement de l'eau sur les Ranâtres ou les Nèpes, dont nous avons précédemment parlé.

Tous ces faits rentrent incontestablement dans le domaine de l'immobilisation réflexe. Connus depuis longtemps, ils ont été

assimilés par les naturalistes à des phénomènes d'ordre sensoriel, assimilation inexacte, j'en fournis incontinent la preuve. Assurément, à quiconque l'observe sans essayer d'analyser les conditions dans lesquelles elle se produit, la chute subite de la Galeruque ou de la Criocère donne l'impression d'un mouvement lié à la vision et volontaire, en quelque mesure. Or, cette chute résulte simplement d'une sensibilité aux ébranlements de l'air, assez grande pour entraîner une immobilisation soudaine. La Criocère posée sur l'Asperge ou la Galeruque sur l'Orme tombent dès que l'observateur approche la main, même s'il évite d'imprimer la moindre secousse aux cladodes ou aux rameaux. L'Insecte a-t-il vu la main ? Peut-être l'a-t-il vue, et peut-être aussi a-t-il également vu l'observateur. Peu importe, car le même résultat se produit quand l'observateur se place derrière, en évitant de produire un jeu d'ombre et de lumière. Mais si l'observateur approche la main *très lentement*, de façon à ne provoquer aucun mouvement brusque de l'air, il parvient facilement à saisir l'animal. J'ai pu placer des individus entre les mors d'une pince qui atteignaient les yeux et encadraient la tête : ils ne bougeaient pas. L'excitation sensorielle, incontestablement déterminée par la présence de la pince, ne produit donc aucun effet appréciable.

Le fait, du reste, est général ; le Papillon, la Mouche qui s'envolent à notre approche ne se comportent pas autrement. Quelques précautions très simples permettent de les saisir avec la main ou avec une pince. Voici un Satyre posé sur une fleur ; avançons la main lentement et d'un mouvement régulier, jusqu'au moment où le pouce et l'index, écartés d'un centimètre à peine, se trouvent de part et d'autre des ailes dressées ; serrons alors les doigts, le Papillon est pris. Que nous procédions en plaçant la main *derrière* le Papillon ou *devant* lui, nous réussissons également. Pourtant, quand la main est placée devant les yeux, le Papillon la *voit* sûrement, néanmoins il ne s'envole pas. Mais si, modifiant un peu le procédé, nous écartons assez largement les doigts et les rapprochons *brusquement* au moment où ils encadrent le Papillon, celui-ci s'envole *instantanément* : un déplacement d'air soudain a suffi pour déterminer le décollement des tarses. Seulement, comme ce décollement provoque une secousse d'où résulte aussitôt le battement des ailes, et que

les excitations *sensitives* dues à la lumière, auxquelles le Papillon est fort sensible, ne cessent de se faire sentir, le mouvement de chute est inappréciable : l'observateur ne constate que l'envolée. Chez les Zygènes, toutefois, le phénomène est mieux marqué et l'on peut observer un léger mouvement de chute. Dans tout cela, néanmoins, n'entre aucun élément sensoriel.

Ainsi, le rôle de ces éléments passe au second plan dans une infinité de circonstances, tandis que celui des éléments sensitifs acquiert une importance considérable ; il permet de rattacher au domaine de l'immobilisation réflexe tout un ensemble de faits qui, de prime abord, lui semblait complètement étranger.

CHAPITRE VI

NATURE ET MÉCANISME DE L'IMMOBILISATION

Il convient donc maintenant de rechercher la nature de cette immobilisation et comment elle se produit.

1. Contraction et contracture.

Que l'immobilisation résulte d'un réflexe sensitivo-moteur comparable à tous les réflexes du même genre, c'est ce dont il n'y a plus aucune raison de douter. Mais ce fait bien acquis ne nous renseigne pas sur la nature des effets produits, sur les processus dont sont le siège les muscles touchés par l'excitation. A ce sujet, l'attitude des Arthropodes immobilisés ne fournit guère d'indication ; elle n'a qu'une seule caractéristique essentielle : sa persistance. Elle résulte toujours, évidemment, d'une contraction musculaire d'intensité variable, mais qui n'est pas une contraction simple. C'est une contraction durable, qui survit très souvent à l'excitation, persiste, tout au moins, pendant tout le temps que l'excitant demeure au contact des téguments : c'est donc une *contracture*.

Aboutir à cette conclusion ne suffit pas, toutefois, car la contracture des Arthropodes immobilisés diffère par quelques traits du phénomène décrit sous ce nom à propos des muscles de Vertébrés ou des pattes d'Ecrevisse. La contracture physiologique est donnée comme un relâchement incomplet du muscle après contraction, s'effectuant en trois périodes : un relâchement brusque, un plateau relatif, puis un relâchement très lent. Les deux dernières périodes constituent la contraction proprement dite ; elles correspondraient à une onde secondaire survenant après l'onde positive et dérivant de la même excitation. En outre, le muscle contracturé est plus excitable que le muscle au repos.

D'une manière constante, la contraction de l'Arthropode immobilisé est une contraction directe ; d'emblée elle atteint son maximum, toujours comparable à lui-même pour une espèce considérée. Quelquefois, cependant, la contraction est immédiatement suivie d'une secousse, qui pourrait passer pour consécutive à un relâchement précédant la contracture. Mais ce processus, qui ne se produit pas chez tous les Arthropodes, et ne se produit même pas toujours chez un même individu, me paraît avoir une signification toute autre. Je l'ai presque exclusivement observé au moment où les tarses se détachent de leur substrat, et la suite des événements doit, ce semble, être reconstituée de la façon suivante : une excitation portant sur le sternum, le thorax ou les ailes provoque une contracture qui entraîne le décollement des tarses ; mais de ce décollement même résulte une excitation qui déclenche le réflexe antagoniste. Il s'agit donc de la contraction de deux muscles distincts et non pas de deux temps différents de la contracture d'un muscle.

Parfois encore, après être demeuré quelques instants en état de contracture, les muscles se relâchent pour reprendre aussitôt l'attitude qu'ils viennent à l'instant de perdre : ce sont deux périodes de contracture qui se succèdent à bref intervalle, mais les deux contractures ne diffèrent en rien l'une de l'autre, l'animal reprend la même attitude et de la même façon. Deux ondes successives ont évidemment parcouru le muscle et toutes deux très semblables. Du reste, ce processus n'est constant, ni pour une espèce ni pour un individu.

En outre, loin d'être plus excitable une fois immobilisé, le muscle contracturé l'est infiniment moins. Parfois, il n'existe sur

les téguments qu'une zone très limitée dont l'excitation provoque des mouvements, et cette zone ne correspond pas, d'ordinaire, au muscle contracturé ; par suite, les excitations successives portant sur le même point ne modifient la contracture ni en l'accroissant, ni en la diminuant.

Les différences sont donc assez marquées entre la contracture physiologique et la contraction de l'Arthropode immobilisé. Elles le sont moins si on compare cette dernière à la contracture dite *pathologique*, modification de la tonicité des muscles, contraction prolongée, un véritable spasme n'entraînant pas la fatigue, dont la catalepsie serait l'une des formes. Cette contracture dépendrait, suivant BOTAZZI ⁽¹⁾, du sarcoplasme et ne serait que l'exagération du tonus musculaire normal, tandis que la contraction proprement dite dépendrait des myofibrilles. Toute contraction, néanmoins, se composerait généralement « de deux contractions élémentaires : une primaire, rapide ou *clonique*, accomplie probablement par les myofibrilles, l'autre secondaire, lente ou tonique, accomplie probablement par le sarcoplasme ».

De la contraction *tonique*, l'immobilisation des Arthropodes a la durée très prolongée sans fatigue apparente. Ce processus n'est évidemment pas sans rapports avec la catalepsie. PREYER le premier a fait cette assimilation, attribuant la « simulation de la mort » à la *kataplexie* ; ROMANES admit, plus tard, que la kataplexie pouvait avoir aidé au développement de l'« instinct ». Plusieurs auteurs, depuis, ont assimilé l'immobilisation à un état cataleptique ; J.-H. FABRE, entre autres, parle d'« hypnose », sans d'ailleurs y insister. C'est Peter SCHMIDT, semble-t-il, qui a le plus longuement développé cette hypothèse. Il insiste sur l'état des muscles, l'absence des réflexes et l'immobilité de *Carausius morosus*. Sur les deux derniers points, SCHMIDT a commis une erreur évidente, je l'ai montré et je n'y reviens pas. Quant aux muscles, ils seraient dans cet état spécial que les anciens auteurs dénomment *flexibilitas cerea*. *C. morosus* immobilisé conserve toutes les positions possibles, si extraordinaires soient-elles. Ces observations sont exactes, mais incomplètes. La malléabilité est loin d'être parfaite. Très souvent

⁽¹⁾ I. Filippo BOTAZZI. Les activités physiologiques fondamentales. II. L'activité musculaire. *Scientia*, 1916.

le membre écarté de sa position initiale y revient rapidement, et je n'ai jamais réussi à donner aux antennes une incurvation durable. Il y a lieu de préciser les cas où les membres conservent la position donnée et ceux où ils ne la conservent pas. SCHMIDT n'a pas remarqué que ces cas sont liés, non à des conditions plus ou moins difficiles à discerner, mais aux muscles intéressés. Or, quand l'excitation sternale immobilise *C. morosus* avec les fémurs relevés et les tibias en demi-flexion, on ramène facilement les fémurs le long du corps et l'on détermine ainsi l'extension complète du membre qui garde sa nouvelle position. Mais si, sur un *C. morosus* dans la même attitude, on essaye de fléchir les tibias sur les fémurs ou de placer les tibias en extension, le segment reprend sa position primitive dès que cessent traction ou pression. Il semblerait donc que, chez *C. morosus*, tous les muscles ne soient pas exactement dans le même état et que, chez certains d'entre eux, la tonicité soit plus marquée que chez d'autres.

A ce sujet d'ailleurs, *Bacillus gallicus* m'a fourni des données très nettes. Quand on soulève l'animal par l'extrémité d'un tibia, celui-ci, sous la simple influence du poids du corps, s'étend d'abord et se place dans le prolongement du fémur; mais presque aussitôt survient une contraction qui soulève le corps et redonne au membre le degré de flexion qu'il possédait. La malléabilité n'est donc ici que très momentanée, du moins en ce qui concerne les muscles fémoro-tibiaux. Je puis ajouter, et j'y reviendrai plus loin, que la contraction provoquée se généralise parfois à tous les membres.

Je n'ai pas examiné systématiquement, au même point de vue, tous les Arthropodes dont il a été précédemment question. J'ai cependant recueilli, sur plusieurs d'entre eux, des faits très significatifs qui ne conduisent pas à admettre, comme générale, la malléabilité musculaire, au cours de l'immobilisation réflexe.

Cette malléabilité n'existe à aucun degré chez *Chrysomela cerealis*. Quand on écarte un membre de sa position primitive, quand, pour préciser, on cherche à étendre le tibia sur le fémur, le membre cède à la traction, mais il ne conserve la position nouvelle que dans la mesure où la traction persiste. Celle-ci disparue, le membre revient presque aussitôt sur lui-même, quoique sans brusquerie, et reprend sa position initiale. De

même, les membres d'*Oxythyrea funesta*, sans être rigides, ne conservent pas la position donnée. Les pattes en extension cèdent à une pression, mais reprennent leur position quand la pression cesse. *Hypera globosa* se comporte d'une manière analogue ; quand on plie un membre en extension, il ne reprend pas exactement sa position initiale, il en prend une très voisine et ne conserve pas, en tout cas, celle qu'on cherche à lui imposer. Les faits sont non moins nets chez *Argynnis dya*. Si l'on essaie de redresser les ailes du Papillon immobilisé sur le dos et de le poser sur le côté, les ailes s'étendent aussitôt assez rapidement ; la *flexibilitas cerea* est absolument nulle. La contraction n'est pourtant pas très accusée.

Elle l'est, par contre, et à un haut degré, chez divers autres Arthropodes. Lorsque *Stilbum splendidum*, *Glomeris guttata* ou *Schizophyllum mediterraneum* sont roulés en boules, on ne réussit à les dérouler, en dehors des excitations antagonistes, qu'en exerçant une double traction extrêmement forte ; le résultat le plus immédiat de ces efforts est, généralement, d'accentuer la contracture et, par suite, la résistance. On peut la vaincre, à coup sûr, mais en provoquant un traumatisme souvent grave.

Cette contracture violente donnerait-elle un appui à la solution que propose HOLMES, et qui consiste à assimiler l'immobilisation réflexe à un état tétanique ? L'attitude des Insectes suggère, il est vrai, pareille idée aux observateurs. A. CROS constate, par exemple, qu'en laissant tomber à terre *Meloë foveolatus* GUÉRIN, il entre aussitôt en contracture « se raidissant en opisthotonos, tous les membres absolument rigides, comme tétanisés, la tête et le corselet relevés au maximum, les pattes antérieures étendues parallèlement en avant, les autres paires semblablement allongées en arrière » (1). Cette solution, à vrai dire, ne diffère pas essentiellement de la précédente ; elle l'élargit plutôt qu'elle ne la contredit car, suivant RICHER, de la catalepsie au tétanos, il existerait une différence quantitative et non qualitative, un degré plus ou moins accusé de contraction. SCHMIDT, du reste, admet volontiers cette manière de voir. Elle présente l'avantage appréciable de réunir l'ensemble des cas connus ; elle évite, en particulier,

(1) Aug. CROS. Le *Meloë foveolatus*. Bull. Soc. hist. nat. de l'Afrique du Nord, 1918.

l'objection que soulève la contracture résistant aux tractions. Toutefois, avant d'admettre qu'il s'agit réellement de tétanos, il convient de préciser ce que ce terme signifie. La contraction tétanique, même légère, n'est pas une contraction durable; la détente suit toujours de très près et se produit assez rapidement. Tout le temps que dure la contraction, l'effort musculaire est très accusé; il s'accompagne de fatigue. En outre, elle ne correspond pas à une seule et unique secousse se prolongeant un temps variable, mais à une série de secousses, se succédant à intervalles très rapprochés; le tétanos cesse avec l'excitation et je ne connais pas d'exemple où une excitation antagoniste ait pu le faire cesser.

Le phénomène que nous observons chez les Arthropodes se présente dans des conditions différentes. L'attitude prise par les individus dure, chez certains d'entre eux, pendant un temps considérable, eu égard, surtout, à la durée d'une contraction tétanique; cette attitude, en outre, n'exige aucun effort vraiment appréciable, bien qu'elle ne corresponde pas toujours à une position facile à maintenir. De plus, lorsque l'animal sort de l'état d'immobilisation, il ne le fait souvent qu'avec une lenteur qui ne ressemble guère à la cessation brusque d'une contraction tétanique vraie. La reprise de l'activité ne se produit brusquement que sous l'influence d'une excitation directe provoquant le réflexe antagoniste.

Mais si le phénomène d'immobilisation n'est pas assimilable au tétanos, il dépend sans discussion possible d'un processus musculaire. Dans le tétanos intervient une double contraction, l'une portant sur la myofibrille, l'autre sur le sarcoplasme, la première beaucoup plus marquée que la seconde. Dans la contracture, au contraire, le rôle des myofibrilles devient accessoire, celui du sarcoplasme prédominant. Tout nous incite donc à admettre que l'immobilisation réflexe résulte d'une hypertonicité musculaire, dans laquelle n'entre pas nécessairement en jeu la contraction des myofibrilles. Que cette hypertonicité existe dans l'hypnose et dans la catalepsie, c'est infiniment probable; mais elle existe également en dehors de ces états et ce serait dépasser l'interprétation des faits que d'établir une assimilation de cet ordre. Chez l'homme, même, cette assimilation ne serait pas exacte, car il existe chez lui des contractions durables, ressem-

blant par certains points à celle de l'Arthropode, sans hypnose ni état cataleptique concomitants⁽¹⁾, ainsi que l'a montré H. PIÉRON.

La contracture persiste plus ou moins longtemps, elle est plus ou moins accusée, et tous les intermédiaires existent entre la durée la plus longue et la plus brève, entre l'intensité la plus faible et la plus forte. Ces différents états ne dépendent évidemment pas de processus musculaires distincts. Histologiquement, les fibres des divers Arthropodes sont entre elles fort comparables, suffisamment, en tout cas, pour empêcher de mettre les différences physiologiques sur une différence de structure. La durabilité et l'intensité de la contracture semblent, bien plutôt, liées au fonctionnement du système nerveux tel qu'une seule excitation périphérique engendre une action prolongée des centres nerveux sur le muscle.

Reste à trouver l'agent de cette action prolongée. Dans le tétanos pathologique, l'excitation provient d'un agent infectieux qui imprègne l'organisme et se localise sur le système nerveux. Ici l'agent infectieux manque, le système nerveux n'est le siège d'aucune lésion et tout se passe comme si la contracture résultait d'une seule excitation de courte durée.

Cette apparente contradiction conduit nécessairement à admettre que la contracture dépend du mode de fonctionnement des ganglions de la chaîne ventrale, d'une partie de ces ganglions tout au moins ; la transformation en excitation motrice des excitations sensibles qui parviennent à ces ganglions ne s'effectue sans doute pas immédiatement tout entière ; elle ne s'effectue que graduellement, bien que d'une façon continue. C'est l'hypothèse actuellement admise pour expliquer le fonctionnement autonome du sympathique des Vertébrés et le tonus musculaire normal ; elle me paraît rendre également compte de l'hypertonus durable de ces mêmes muscles. Mais alors, nous sommes amenés à généraliser et à dépasser le cadre des Arthropodes : l'hypertonus ne se retrouve-t-il pas, en effet, chez nombre d'animaux, chez ceux, comme les Mollusques en particulier, qui ont une musculature faite en majeure partie de fibres lisses, très riches en sarcoplasme ?

(1) Henri PIÉRON. Du mécanisme physiologique du tonus musculaire, comme introduction à la théorie des contractures. *Presse médicale*, 1918.

Cette hypothèse relative au fonctionnement des centres trouve un sérieux appui dans les recherches de L. TIRALA sur le tonus des Crustacés ⁽¹⁾. Dans les membres des Crabes et des Langoustes, TIRALA distingue deux sortes de fibres nerveuses, l'une épaisse, l'autre mince, allant à la même fibre musculaire, la première déterminerait le tonus et l'autre le supprimerait. Il est très probable qu'une excitation particulièrement forte de la fibre tonique provoque l'hypertonus durable, qui est l'immobilisation.

Ces données nouvelles nous aideront, en tout cas, à comprendre le mécanisme du réflexe antagoniste. Faut-il le considérer comme un réflexe suivant le trajet des fibres minces de TIRALA et entraînant le relâchement de la contracture ? Les faits expérimentaux que j'ai relevés ne sont pas absolument en désaccord avec cette interprétation. Lorsqu'on excite les zones périphériques qui correspondent au réflexe antagoniste, tout se passe, en apparence, comme si l'excitation déterminait la contraction de muscles différents des muscles contracturés ; elle détermine, en particulier, la contraction des muscles extenseurs des appendices ou de ceux des ailes. Le processus ressort avec évidence quand on provoque la mobilisation d'un Chryside ou d'un Myriapode immobilisé. Leur enrroulement est dû à la contraction des muscles fléchisseurs du thorax ou de l'abdomen. Lorsqu'on déclenche le réflexe antagoniste d'un *Stilbum splendidum* ainsi fléchi, on provoque un redressement *irrésistible* d'un animal fortement contracturé : l'animal demeure passif et ne commence à agiter ses pattes qu'une fois redressé. De même, quand *Schizophyllum mediterraneum* se déroule sous l'effet de la compression des segments terminaux, le redressement paraît contrarié par la contracture préexistante des muscles abdominaux ; c'est seulement lorsque l'excitation antagoniste se prolonge que les pattes des segments postérieurs deviennent actives et que le redressement ébauché continue de lui-même.

En partant de l'idée de nerfs inhibiteurs de la contracture, on pourrait évidemment dire que les muscles contracturés se trou-

(1) TIRALA. Erregung und Tonus bei den Krustacæn. *Morphol. Physiol. Gesellschaft*, 1914.

vant libérés s'allongent et que, par suite, l'organe ou le corps fléchi se redresse, puis que l'activité reprend parce que toutes les actions mobilisantes donnent leur plein effet ; la contraction des muscles antagonistes ne serait qu'une apparence. Je ne crois pas, cependant, que cette interprétation soit exacte. Je remarque, d'abord, que les muscles antagonistes dont l'excitation met fin à la contracture sont ceux-là même qui mettent en branle un animal au repos non contracturé : l'absence de contracture préalable exclut l'idée d'un simple relâchement de cette contracture. En second lieu, BERITOFF ⁽¹⁾ a remarqué que la persistance tonique des muscles d'une Grenouille refroidie cessait brusquement lorsqu'on excitait les antagonistes. La réalité du processus que j'ai invoqué dès 1916 ⁽²⁾ ne laisse prise ici à aucune discussion ; j'ajouterai, d'ailleurs, que j'ai constaté l'existence, chez le même animal, d'un réflexe antagoniste ⁽³⁾.

En conséquence, sans repousser la possibilité d'une double innervation, il est difficile d'en admettre la généralité ; et tout nous incite à considérer comme très probable l'idée que l'excitation mobilisante porte sur les antagonistes des muscles contracturés. On pourrait alors représenter le phénomène de la façon suivante : en se contractant, les muscles antagonistes étirent brusquement les muscles contracturés ; cette extension forcée produit une excitation qui, de la plaque motrice, remonte au ganglion et entraîne sa décharge. Il se passerait, en somme, quelque chose de comparable à la contraction induite, sauf que l'induction intéresse ici le ganglion et non un autre muscle. L'effet produit serait donc indirect.

L'induction, toutefois, peut manquer son effet. Chez *Panorpa communis*, par exemple, l'excitation antagoniste provoque une contraction violente du corps, parfois, *mais non toujours*, suivie de mobilisation ; de même chez *Scutigera araneoides*, la pression des antennes provoque une violente convulsion suivie d'une agitation des pattes, des paires antérieures tout au moins ; mais l'immobilisation définitive ne s'ensuit pas forcément. Tout

⁽¹⁾ BERITOFF. Die tonische Innervation der Skelettmuskulatur und des Sympathicus, 1914. Cité d'après PIÉRON, *op. cit.*, 1918.

⁽²⁾ Etienne RABAUD. Nature et mécanisme de l'immobilisation réflexe. *Soc. biol.*, 1916.

⁽³⁾ Etienne RABAUD. La simulation de la mort chez les Vertébrés. *Bul. Soc. zool.*, 1916.

se passe comme si la contraction antagoniste n'entraînait qu'une décharge partielle du centre tonique. A cet égard, du reste, j'ai observé les modalités les plus diverses. C'est ainsi qu'un Insecte complètement mobilisé, en apparence, par une excitation antagoniste reprend parfois l'immobilité, si on le remet en position dorsale, *sans nouvelle excitation*. L'excitation antagoniste n'aurait alors provoqué qu'une décharge insuffisante ; les excitations dues au contact des tarsi avec le substrat la complèteraient au bout d'un temps, mais le décollement précoce rendant toute leur efficacité aux derniers effets de l'excitation mobilisante, l'immobilité reprend pour quelques instants. Pareil effet ne se produit, d'ailleurs, que dans les quelques secondes qui suivent immédiatement la mobilisation ; bientôt l'immobilisation n'est plus possible de cette manière, surtout si l'on multiplie les excitations antagonistes.

Ce dernier détail donne à mon interprétation toute sa vraisemblance. Elle me paraît rendre actuellement compte de la majorité des faits ; mais elle n'est évidemment pas exclusive, et destinée surtout à servir de point de départ à des recherches ultérieures.

2. Le mécanisme

Il ne suffit pas, toutefois, de fournir une explication sur la nature des phénomènes ; encore faut-il essayer d'analyser son mécanisme. L'excitation contracturante porte sur un point localisé de la périphérie et, de ce point, elle s'irradie nécessairement dans le corps tout entier ; des ganglions directement intéressés, l'excitation gagne l'ensemble de l'organisme, se propageant tout le long de la chaîne et de tous les côtés. C'est dans chaque centre qu'elle se transforme en excitation motrice. Pour les Insectes, en effet, comme pour d'autres Invertébrés, ainsi que MENDELSSOHN ⁽¹⁾ l'a montré contrairement à BETHE, et en accord avec nos connaissances histologiques sur le système nerveux, il ne fait aucun doute que tout réflexe exige, pour se produire, un grou-

⁽¹⁾ MENDELSSOHN. Recherches sur les réflexes chez quelques Invertébrés. Contribution à la théorie générale des réflexes. XIII^e Congrès intern. de méd. Sect. de Physiol., Paris, 1900.

pement de cellules nerveuses, deux au moins, en relations directes les unes avec les autres. Que l'excitation se transmette d'un centre à l'autre, c'est un fait depuis longtemps démontré, aussi bien que la transmission dans le sens transversal et dans le sens longitudinal ; l'interprétation des phénomènes ne rencontre là aucune difficulté.

On pourrait néanmoins les comprendre d'une manière un peu différente et supposer que l'excitation périphérique, au lieu de partir directement d'un ganglion quelconque, parvient d'abord aux ganglions cérébroïdes à travers les commissures longitudinales et repart de là sous forme d'excitation motrice ; les cellules des autres ganglions ne joueraient aucun rôle. Telle est, du moins, la conception que contient implicitement le travail de SCHMIDT. A son dire, en effet, la catalepsie de *C. morosus*, loin d'être un réflexe, supprimerait tout réflexe et dépendrait exclusivement des ganglions cérébroïdes. SCHMIDT affirme « dass die Fähigkeit zur Katalepsie von den Kopfganglion abhängig ist » ; il fonde son affirmation sur les expériences suivantes. Il sépare un *C. morosus* en deux tronçons par une section partageant le mésothorax en deux parties égales ; le tronçon antérieur possède quatre pattes qui conservent l'attitude de l'immobilisation, et le tronçon postérieur une seule paire qui s'affaisse aussitôt. En excitant alors avec une pince les tarsi de cette paire, SCHMIDT obtient des mouvements réflexes, qu'il n'obtient pas avec les pattes des paires antérieures. L'intervention nécessaire des ganglions céphaliques résulterait de ce fait qu'en décapitant simplement l'animal, SCHMIDT obtient le même résultat : « das Resultat ganz gleich bleibt », écrit-il dans une brève note. Il faut comprendre, sans doute, que les trois paires de membres cessent d'être immobiles ; mais l'auteur ne s'explique pas clairement.

Je ne discuterai pas tous les détails de ces expériences, en particulier la soi-disant impossibilité de mobiliser l'animal par excitation des tarsi ; j'admets le résultat d'ensemble comme parfaitement acceptable ⁽¹⁾ ; seulement il faut se garder de le généraliser à l'ensemble des Arthropodes.

(1) Avec cette restriction que SCHMIDT n'utilise que les procédés rudimentaires de chute ou de choc pour immobiliser.

HOLMES, en effet, sur *Ranatra*, arrive à une conclusion exactement opposée. Aussitôt après la décapitation, l'Insecte se meut incessamment, sans cause apparente ; l'immobilisation devient difficile à produire et dure peu. Cinq heures après l'opération, l'agitation se calme ; dix heures après, la plupart des individus sont immobilisables ⁽¹⁾ et l'immobilité dure, chez quelques-uns, de trois à quatre minutes. Leur attitude, la rigidité musculaire, ne diffèrent nullement de ce qu'elles sont chez l'animal entier. La décapitation ne fait donc pas obstacle à l'immobilisation, elle l'abrège simplement : « It is abundantly evident, écrit HOLMES, that removal of the supraesophageal ganglion causes a marked diminution of the duration of the death feint. » Du reste, après section de la chaîne ganglionnaire entre le premier et le deuxième ganglion thoracique, l'animal survit plus longtemps qu'après section pure et simple de la tête et les résultats sont plus nets encore : on peut immobiliser séparément les deux parties, la partie postérieure pour moins longtemps, en général.

La contradiction entre SCHMIDT et HOLMES ne fait point doute. Tous deux tendent, évidemment, à attribuer un rôle au ganglion cérébroïde ; mais le premier considère ce ganglion comme nécessaire à la production de l'immobilisation, le second ne voit en lui qu'une condition de durée.

Pour supprimer la contradiction, il suffirait de dire que les expériences ne portent pas sur le même objet. Rien ne diffère plus d'un Insecte, à ce point de vue, qu'un autre Insecte, et je vais le montrer en rapportant mes propres observations et expériences sur de nombreuses espèces. Tous les degrés existent entre les deux extrêmes ; néanmoins, l'existence même de ces extrêmes met en question le rôle véritable des diverses parties du système nerveux : il faut essayer de l'élucider.

A. *Le ganglion cérébroïde.* — Tout d'abord, l'observation simple permet de se rendre compte que le ganglion cérébroïde ne joue certainement pas un rôle nécessaire dans le phénomène ; s'il jouait ce rôle, les faits d'immobilisation partielle deviendraient incompréhensibles, et ces faits ne sont pas exceptionnels.

(1) Il s'agit, bien entendu, dans ces expériences comme dans toutes celles des auteurs qui m'ont précédé, d'une immobilisation par le procédé classique, qui consiste à projeter l'animal d'une certaine hauteur.

C'est ainsi que la pression du métasternum n'immobilise souvent que les deux paires postérieures de pattes d'un *Larinus*, la paire antérieure et la tête conservent leurs mouvements. Les antennes de *Timarcha interstitialis* continuent également d'osciller en tous sens, alors que les pattes sont étendues et immobiles. J'ai constaté le même fait chez *Steropus madidus* dont la tête, et surtout les antennes, restent en mouvement ; — chez *Forficula auricularia* où ce sont les antennes seules ; — chez *Leptoiulus belgicus* dont le corps demeure immobile dans toute sa longueur, tandis que la tête et les antennes remuent ; même, la reprise de l'activité s'effectue de telle manière que toutes les pattes des segments du tiers antérieur s'agitent et « marchent », le train postérieur restant contracté et empêchant ou ralentissant la progression. Inversement, j'ai vu la moitié postérieure reprendre les mouvements, alors que l'antérieure, surtout à partir du point d'excitation, restait paralysée. Tout se passait donc comme si l'excitation, s'irradiant en avant et en arrière, prolongeait davantage son action sur les ganglions antérieurs, les céphaliques en particulier, que sur les postérieurs. Ne faut-il pas aussi rappeler que *Crioceris 12-punctata* ne cesse pas un instant de mouvoir son abdomen, en dépit de l'immobilité de la partie céphalo-thoracique du corps ?

Ainsi, suivant le cas, le ganglion céphalique semble actif, les autres étant paralysés, ou, au contraire, le ganglion céphalique semble paralysé, les autres étant actifs. En outre, les parties qui restent actives sont immobilisées par excitation directe, ainsi qu'il arrive pour les antennes de *T. interstitialis* et de *Larinus*. De telles constatations suffiraient à prouver que la transformation de l'excitation sensitive en excitation motrice s'effectue dans chacun des centres et ne dépend pas exclusivement de l'un quelconque d'entre eux.

Toutefois, la question exige des recherches plus précises. Il faut voir comment se comportent les animaux entièrement ou partiellement privés de divers ganglions ; il faut le voir, non sur une seule espèce, mais sur le plus grand nombre possible. J'ai donc procédé à une double série d'expériences, en commençant par des espèces facilement immobilisables.

a) *Décapitation d'espèces facilement immobilisables.* — Sur

aucune d'elles, la décapitation ne supprime la possibilité d'immobilisation.

Aussitôt après l'opération, *Leptoiulus belgicus* se tortille violemment pendant quelques fractions de secondes, puis se remet en marche. Une pression exercée sur les premiers segments l'arrête, comme elle arrête un individu non opéré de la même espèce. Je le remets en marche, au bout de deux minutes, en excitant les segments postérieurs, je l'immobilise à nouveau et je recommence ainsi plusieurs fois de suite, de la même manière. Néanmoins, les réactions s'affaiblissent et, au bout d'un quart d'heure, les excitations *mobilisantes* ne provoquent plus d'effet durable. Répétée sur plusieurs individus, l'expérience donne chaque fois des résultats comparables. Chez quelques-uns, cependant, le corps devient inerte aussitôt après la décapitation et ne répond aux excitations que par un très bref mouvement de progression. Quant aux individus qui survivent pendant plusieurs minutes, ils ne diffèrent pas essentiellement des individus non opérés. Peut-être l'immobilité dure-t-elle chez eux moins longtemps, mais, en raison des variations individuelles observées, il est difficile d'apprécier les différences avec une suffisante certitude.

Chez deux Lépidoptères, *Cænonympha pamphilus* et *Satyrus semele*, la décapitation amène un changement assez marqué. Tous deux sont très facilement immobilisables à l'état normal, par simple pression de la racine des ailes. Effectuée au cours de l'immobilisation, la décapitation les remet aussitôt en mouvement ; ils se redressent sur leurs pattes et s'agitent. Cette phase d'excitation, notée par HOLMES chez *Ranatra* et que nous venons de constater chez *Leptoiulus*, dure peu ; on la supprime, même, si on comprime légèrement le thorax au moment où l'on procède à la décapitation ; l'animal décapité ne bouge pas : l'immobilisation reste donc possible. Pour l'obtenir, il faut assurément exercer une pression plus forte que celle qu'on exercerait sur l'animal entier ; il faut, parfois, utiliser la compression du thorax ou ajouter, à la pression des ailes, celle du sternum ; mais, une fois obtenue, l'immobilité dure aussi longtemps que chez l'animal entier et se présente avec les mêmes caractères. La nécessité d'une excitation plus forte ne crée, en somme, qu'une différence insignifiante.

Dans bien d'autres cas, cette différence n'existe même pas. *Epinephele jurtina* décapitée au cours de l'immobilisation se met à voler en tous sens ; deux immobilisations successives sont néanmoins possibles, pour une durée de 4 ou 5 minutes, chez la plupart des individus. Tous les réflexes antagonistes persistent également. Plus ou moins vite, néanmoins, l'immobilisation devient difficile ; les pattes sont animées d'un mouvement lent et persistant, puis l'animal devient complètement inerte. Il ne faut voir là, semble-t-il, que l'effet d'un processus morbide, sans rapport immédiat avec le phénomène qui nous occupe. L'inertie et l'inexcitabilité surviennent parfois très vite. Ainsi, un autre Satyride, *Pararge mæra*, immobilisable après décapitation d'une manière très analogue à celle d'*E. jurtina*, perd rapidement toute excitabilité.

Sur *Chrysomela cerealis*, *Crioceris lilii* et *Malacosoma lusitanica*, pour les Coléoptères, *Lithosia griseola*, *Callimorpha hera*, *Spilosoma menthastri* et *Argynnis dya* pour les Lépidoptères, je n'ai remarqué aucune différence sensible entre l'animal entier et l'animal décapité. *Chr. cerealis* est aussi bien immobilisable et dans la même attitude, ainsi que *M. lusitanica* ; *C. lilii* subit une légère excitation opératoire qui fait obstacle aux premières excitations immobilisantes chez certains individus, mais est inappréciable chez d'autres. Quant à *C. hera* et *S. menthastri*, ils deviennent immobiles, par simple décollement des tarses, après comme avant la section de la tête. Placés sur le dos, ils y demeurent indéfiniment — une nuit entière — jusqu'au moment où intervient une excitation antagoniste. Aussitôt retournés, leurs pattes prennent l'attitude de la marche ; l'excitation de l'extrémité postérieure de l'abdomen provoque l'envolée. La vie persiste ainsi longtemps : trois jours après l'opération *C. hera* réagit encore aux diverses excitations.

A cet égard, *Argynnis dya* se comporte d'une manière tout particulièrement instructive. Chez lui, la décapitation ne produit aucune excitation ; si elle est pratiquée durant l'immobilisation, l'animal reste sur le flanc, sans faire aucun mouvement. La pression des tarses, des antennes ou de l'abdomen provoque le redressement *immédiat* du Papillon, et une pression légère de la racine des ailes l'immobilise aussi facilement qu'un individu entier. Pendant quatre jours, j'ai conservé plusieurs individus

décapités, mais vivants, immobilisables et mobilisables sans la moindre difficulté.

Cette première série d'expériences ne permet guère d'admettre, avec SCHMIDT, que l'immobilisation dépend du ganglion cérébroïde. Assurément, divers Insectes privés de tête ne se comportent pas tout à fait, au point de vue de l'immobilisation, comme ils se comporteraient s'ils possédaient leur tête, mais, chez aucun d'eux, la décapitation ne supprime l'effet des excitations immobilisantes. De ce qu'il en advient ainsi chez *Carausius morosus*, il faut donc conclure, non pas que le ganglion cérébroïde joue un rôle prépondérant dans le phénomène, mais que la section de la tête n'équivaut pas simplement à la suppression du cerveau. C'est, du reste, à cette conclusion que conduit l'énoncé des différences que je viens de mettre en évidence entre diverses espèces. Si l'on élimine les particularités spécifiques accessoires, dont on exagère facilement l'importance quand on expérimente sur une seule espèce, il reste le fait essentiel que la présence ou l'absence du ganglion cérébroïde ne modifie pas l'immobilisation d'une manière appréciable.

b) *Décapitation d'espèces difficilement immobilisables*. — Nous ne pouvons, toutefois, négliger les différences spécifiques. Pour être de degré et non de nature, leur intérêt n'est pas moindre. Que signifient-elles exactement ? Tiennent-elles simplement à la constitution du système nerveux ou à une particularité quelconque variant d'une espèce à l'autre ? L'un des moyens capables de fournir des indications sur les divers points consiste, certainement, à opérer des Insectes très difficilement immobilisables.

Parmi eux, *Colias edusa* F. et *C. hyale* L., suffisamment réfractaires à l'immobilisation, et suffisamment communs pour fournir un matériel de recherches, ont dès l'abord attiré mon attention. Ces Lépidoptères ne sont pas complètement rebelles à toute immobilisation durable ; mais on ne les réduit guère, et pour une fraction de seconde, qu'en exerçant des pressions assez fortes de part et d'autre du thorax et sur le sternum. Chez bien des individus, même, l'immobilisation ne survit pas du tout à l'excitation. Chez tous, la section de la tête détermine une réaction immédiate très vive. Le Papillon s'envole et parcourt

une distance de 4 ou 5 mètres, d'un mouvement continu, différant à peine de celui d'un animal entier. Bientôt il tombe ; mais il tombe sur ses pattes. Si j'essaye de le coucher sur le côté, les pattes du côté opposé s'étendent et s'accrochent au support, l'animal se redresse : il est donc parfaitement « vivant ». Or, si je presse simultanément la racine des quatre ailes, les pattes se replient et l'on peut coucher l'Insecte sur le côté sans qu'il bouge : je l'ai donc immobilisé très facilement, ce que je ne pouvais faire quand il était entier. Si je le mobilise par excitation de l'abdomen, il prend son vol, s'élève jusqu'à une hauteur de 0 m. 50 à 2 mètres, puis retombe. Je recommence six fois de suite et, chaque fois, avec le même résultat ; je l'obtiens également sur une demi-douzaine d'individus. La décapitation facilite donc nettement l'immobilisation, et l'immobilisation durable, de *Colias edusa* et de *C. hyale*.

La même conclusion s'applique à *Pieris napi* L. et à divers Hespérides. Chez ces derniers, les excitations ne produisent qu'une immobilisation très fugitive, durant à peine autant que l'excitation ; la décapitation permet une immobilisation, assurément très courte, mais notablement prolongée ⁽¹⁾.

Ces faits semblent contredire tous ceux dont l'exposé précède, puisque, chez les animaux facilement immobilisables, la section de la tête ne modifie pas le phénomène ou met obstacle à sa réalisation. Tous ces faits, pourtant, sont, au même titre, des faits d'expérience et d'observation ; rien n'autorise à nier les uns en s'appuyant sur les autres. Il faut donc essayer de réduire leur apparente opposition.

c) *Le rôle des excitations lumineuses.* — On ne peut la réduire qu'en refusant au ganglion cérébroïde toute influence déterminante dans le réflexe d'immobilisation, et en faisant l'hypothèse que les excitations passant par les organes des sens céphaliques, les yeux spécialement, neutralisent à des degrés divers les excitations immobilisantes. Suivant le cas, l'immobilisation sera possible et plus ou moins durable, ou très difficile, même impossible.

Reste à vérifier ce que vaut cette hypothèse. A cet effet, j'ai

(1) Chez divers Arthropodes, l'expérience est irréalisable, car la décapitation entraîne l'inertie immédiate. Tels sont *Papilio podalirius* et la plupart des Odonites. Seuls, les réflexes antagonistes déterminent les mouvements.

aveuglé divers animaux en appliquant une couche de vernis sur la surface entière de leurs yeux. L'opération provoque assez généralement une faible excitation motrice, sans doute due à l'action du solvant sur la cornée; mais cette phase dure infiniment peu.

Pratiquée sur *Colias edusa* et *C. hyale*, l'opération donne un résultat positif incontestable. Des individus bien vivants et non immobilisables, même par des excitations conjuguées, sont immobilisés, une fois les yeux vernis, par simple pression des ailes, posés sur le dos aussi bien que sur le côté. L'animal n'est nullement malade; il s'envole sous l'impulsion du réflexe antagoniste. Le retour à l'activité de l'animal immobilisé dans ces conditions mérite une mention spéciale. Alors que les Lépidoptères à immobilisation facile se redressent brusquement, d'un coup d'aile, avant que les pattes aient fait le moindre mouvement, ici les pattes commencent à remuer, et pendant plusieurs minutes, avant que le coup d'aile ne se produise.

La vérification expérimentale ne fait point doute, en ce qui touche ces deux espèces. Elle ne le fait pas davantage pour d'autres. En vernissant de la même manière les yeux du *Papilio podalirius* et d'Hespérides, on rend également possible l'immobilisation, pour un temps très bref assurément; mais la prolongation est proportionnellement comparable à celle que l'on obtient chez les *Colias*.

Des essais pratiqués sur des Odonates et des Orthoptères donnent des résultats entièrement concordants et permettent de préciser le rôle des excitations visuelles dans l'activité normale des Arthropodes.

Je mets sur le dos, avant toute opération, une *Æschna cyanea* ♀ qui, de ce fait, devient complètement immobile. Mais l'immobilisation totale dure à peine 6 à 7 secondes. Au bout de ce laps de temps commence un frémissement des ailes antérieures, extrêmement rapide, qui augmente d'intensité et se termine par le redressement, puis l'envolée de l'animal. Je vernis les deux yeux de l'Odonate et je le remets sur le dos; l'immobilisation dure 50 à 60 fois plus longtemps et peut dépasser 5 minutes. En outre, le retour à l'activité ne commence plus par le frémissement des ailes; il commence, comme chez *Colias*, par le mouvement des pattes. La différence est très frappante. Elle ressort mieux encore

si je nettoie les yeux : tout recommence comme au début, frémissement préalable des ailes au bout de quelques secondes, redressement et envolée. Refaite avec d'autres individus de la même espèce, l'expérience donne des résultats comparables. Il faut néanmoins tenir compte des différences individuelles. Dans un cas, par exemple, le frémissement des ailes n'est pas entièrement supprimé à chaque immobilisation. Dans un autre, l'animal non aveuglé se retourne brusquement sans frémissement préalable ; une fois aveuglé, il ne se retourne plus ainsi, mais ses ailes sont le siège de vibrations légères, imperceptibles en avant, à peine marquées en arrière. Après nettoyage des yeux, l'animal renversé se redresse aussitôt d'un coup d'aile.

L'oblitération des yeux donne également le même résultat chez *Diplax striolata*, en ayant soin de choisir, bien entendu, les individus chez lesquels l'immobilisation ne dure que quelques secondes. L'Insecte demeure sur le dos, sans bouger, pendant plus de 12 minutes, aucun frémissement n'agite ses ailes et le retour à l'activité commence par les pattes. Trois autres Odonates se comportent de la même manière. *Onychogomphus forcipatus* ne conserve guère l'immobilité que pendant un petit nombre de secondes ; très rapidement les ailes entrent en vibration : l'aveuglement supprime ces vibrations et l'immobilisation dure de 10 à 15 minutes ; le retour à l'activité commence par les pattes. — *Cordulogaster annulatus* et *Libellula cærulescens* donnent des résultats tout à fait superposables : la mobilisation des individus aveuglés commence par les pattes et leurs ailes ne vibrent pas ; la durée de l'immobilité est notablement prolongée. Chez un *L. cærulescens*, en particulier, qui se redressait constamment au bout de 15 à 20 secondes, le vernissage des deux yeux provoque une immobilité de 27 minutes. Après nettoyage des yeux, la durée redevient très courte et n'atteint pas une minute.

Le même procédé produit un effet analogue, bien que moins net en apparence, chez deux Acridiens et un Locustien. *Epacromia strepens* n'est généralement immobilisé que par des excitations conjuguées, et l'immobilisation dure à peine 2 à 3 secondes chez un individu, une seconde ou même une fraction de seconde chez un autre. Le vernissage des yeux prolonge la durée, qui atteint 30 secondes chez le premier, les dépasse et va jusqu'à

2 minutes 30 après oblitération des ocelles. — La prolongation est moindre chez le second individu (15 secondes), mais proportionnellement aussi considérable. En procédant de la même manière avec *Stenobothrus bicolor*, la durée de l'immobilisation passe de 0 à 6 et même 20 secondes.

Les Locustiens fournissent des résultats moins facilement appréciables. Chez un *Conocephalus nitidulus* non aveuglé, l'immobilisation survit peu, ne survit même pas toujours à l'excitation ; chez l'animal aveuglé, elle survit 3 à 4 secondes. Mais cet effet persiste après nettoyage des yeux. On peut penser, il est vrai, que le vernis et le nettoyage entraînent une altération du tégument. Avec d'autres individus, la prolongation de l'immobilité oscille entre 15 et 45 secondes après oblitération des yeux, tandis qu'elle est nulle ou ne dépasse pas 7 secondes après suppression du vernis. De plus, quand on laisse reposer l'animal aveuglé, le résultat persiste ; il est même amélioré, en ce sens que les excitations immobilisantes produisent un effet plus immédiat pour une intensité moindre. L'interception de la lumière donne donc un résultat positif incontestable. Outre la prolongation de l'immobilisation, il convient également de noter que, chez l'animal aveuglé, l'excitation conjuguée est à peine nécessaire ; une pression bilatérale légère du thorax suffit.

Ces expériences multipliées apportent donc, en faveur de l'hypothèse d'où nous sommes partis, un important contingent de faits. Pour en apprécier toute la valeur, il importe de remarquer que les divers résultats obtenus sont en rapport marqué avec les dimensions relatives de la surface des yeux et du corps chez les animaux étudiés. Ces dimensions relatives sont plus grandes chez les *Colias* que chez *Papilio podalirius* et les Hespérides. Considérables chez les Odonates, dont les yeux occupent la majeure partie de la tête, elles sont beaucoup moindres chez les Acridiens et moindres encore chez les Locustiens. L'intensité des excitations visuelles grandissant forcément avec le nombre de ces excitations, on comprend qu'elles jouent un rôle très marqué chez les Odonates et très restreint chez les Locustiens.

Du reste, l'action motrice de ces excitations ressort encore des expériences entreprises par divers auteurs qui, à la suite de LÖEB, ont étudié les rapports de la lumière et du tonus muscu-

laire ⁽¹⁾. Ces auteurs montrent que des excitations lumineuses unilatérales déterminent des mouvements du côté correspondant. Tout animal dont un œil est oblitéré tourne l'œil fonctionnel vers la lumière, et les muscles du même côté se contractent. Une oblitération partielle détermine un relâchement du tonus, localisé à certains muscles, le tonus persistant pour les autres.

Il faut évidemment se garder de conclure que les excitations lumineuses comptent seules, à ce point de vue, parmi les influences externes. Leur importance se mesure aux dimensions relatives de la surface oculaire. Quand cette surface diminue leur rôle diminue proportionnellement et celui des autres excitations sensibles augmente, chacune d'elles acquérant une prépondérance plus ou moins considérable, suivant les animaux. Les différences individuelles ou spécifiques se font, d'ailleurs, nettement sentir et ne doivent pas être négligées. L'une de mes expériences fournit, à cet égard, une donnée fort instructive. Le vernissage des yeux d'un *Aeschna cyanea*, tout en amoindrissant notablement la vibration des ailes, ne la supprime pas tout à fait. Je vernis alors le thorax à droite et à gauche, suivant une surface correspondant à la bande bleue antérieure ; les vibrations diminuent aussitôt ; je les supprime entièrement en vernissant, en outre, la bande bleue postérieure. Je nettoie alors les yeux puis j'immobilise l'Insecte qui se retourne brusquement d'un coup d'aile, sans frémissement préalable. Les excitations visuelles jouent donc bien chez cet animal un rôle important, mais les excitations reçues par le tégument tout entier jouent également un rôle très appréciable.

B. — Les ganglions thoraciques

L'effet de l'oblitération des yeux, comparé à celui de la décapitation, montre donc, avec une suffisante évidence, que les ganglions céphaliques interviennent surtout à titre de conducteurs des excitations visuelles ; en supprimant cette voie de passage, on prolonge du même coup l'immobilisation. Et ces faits autori-

(1) WALTER E. GARREY. Light and the muscle tonus of Insects. The heliotropic mechanism. *The Journal of general physiology*, 1918.

sent à conclure que, chez bien des Arthropodes difficilement immobilisables, les excitations visuelles neutralisent ou réduisent l'effet des excitations immobilisantes. Il conviendrait alors de rechercher si des excitations d'un autre ordre ne jouent pas un rôle comparable. N'obtiendrait-t-on pas un résultat analogue à celui de l'oblitération des yeux en effectuant une lésion, même légère, sur l'un quelconque des ganglions de la chaîne ventrale? Et s'il en était ainsi, ne prouverait-on pas, du même coup, que si le ganglion céphalique intervient en quelque mesure dans l'immobilisation, le système nerveux tout entier y intervient de la même manière?

J'ai fait, tout d'abord, l'expérience sur deux *Ocypus olens*, Staphylin très difficilement immobilisable, nous l'avons vu, par compression de la région du cou. J'introduis une épingle fine (n° 000 des entomologistes) dans la membrane qui relie le prosternum au mésosternum, un peu en dehors de la ligne médiane, et je l'enfonce d'avant en arrière, en rasant la face interne du tégument, de façon à piquer l'un des ganglions mésothoraciques. L'opération faite, l'animal conserve toute sa vivacité, mais perd un peu l'équilibre, tombe facilement sur le dos et se trouve, du même coup, immobilisé. L'exploration méthodique du corps montre que si la motilité ne paraît pas altérée, la sensibilité des tarsi moyens est nettement diminuée à gauche. Néanmoins, la lésion est fort légère, tous les réflexes persistent. Si légère soit elle, cependant, cette lésion suffit pour rendre l'immobilisation très facile : le renversement simple détermine un effet immédiat et durable ; l'animal immobilisé peut être remis, avec précautions, sur la face ventrale sans qu'il reprenne son activité. Douze heures après l'opération, le renversement ne produit plus le même effet, il faut maintenir l'animal sur le dos ; néanmoins l'immobilisation demeure très facile.

Une opération semblable pratiquée sur le second individu ne détermine pas des troubles initiaux aussi accusés. Toutefois, en saisissant le Staphylin par un fémur et en le maintenant sur le dos pendant quelques dixièmes de seconde, je provoque une immobilisation durable. Chez cet individu, en outre, je remarque, une importante transformation : tandis que la pression des antennes provoque sur l'animal sain une contraction violente non suivie d'immobilisation, la même excitation provoque sur l'animal opéré

une contraction durable : le résultat change donc complètement de sens.

Nous reviendrons sur ce point. Il faut insister tout de suite sur la discordance qui existe entre l'extrême légèreté des lésions et leur effet considérable. D'ailleurs, il s'agit bien réellement de lésion des ganglions et non d'une simple piqûre des téguments. J'en ai acquis la preuve en surveillant les réflexes des deux *Staphylins* dans les jours qui ont suivi l'opération. Le premier n'avait reçu qu'une seule piqûre et ses effets persistaient très nettement huit jours après ; le second avait reçu trois piqûres ne produisant qu'une lésion insignifiante du ganglion ; il était entièrement remis le troisième jour.

Au surplus, j'ai obtenu des résultats comparables avec d'autres Insectes.

Je pique le ganglion mésothoracique droit d'un *Carabus purpurascens*, réfractaire à toute immobilisation durable. La paralysie totale du membre correspondant s'ensuit et je puis déterminer alors, par action conjuguée, une immobilisation durable. Avec cinq Acridiens différents : *Oedipoda caerulea*, *Caloptenus italicus*, *Stenobothrus bicolor*, *Sphingonotus caeruleus*, *Epacromia strepens*, une simple lésion pratiquée sur le ganglion mésothoracique ou métathoracique avec une épingle fine, permet de provoquer l'immobilisation par renversement simple, ce qui était impossible auparavant. La lésion produite, peu marquée au point de vue moteur, se traduit quelquefois par l'attitude de la patte correspondante, qui reste en demi-flexion pendant l'immobilisation, tandis que l'autre fléchit complètement. L'effet de la lésion persiste : j'ai pu le constater le lendemain sur les animaux nourris en captivité. La piqûre du ganglion prothoracique entraîne le même résultat.

Ainsi, la lésion très légère d'un seul ganglion thoracique accentue d'une façon marquée l'effet des excitations immobilisantes ; même, elle rend cet effet visible chez des Insectes qui paraissent insensibles à ces excitations. La lésion entraîne, évidemment, une anesthésie locale sur une zone plus ou moins étendue, ou peut-être, pour une zone donnée, l'anesthésie de certaines terminaisons ; par suite, la surface excitable diminue. Dès lors, on s'explique, en particulier, la transformation de l'effet produit sur l'antenne d'*Ocypus olens*, dont la pression provoque une

contraction violente et non durable avant piqure du ganglion, tandis qu'elle provoque une contraction durable après piqure. On peut concevoir que l'antenne renferme des terminaisons enchevêtrées appartenant à deux catégories distinctes, les unes aboutissant à des centres d'arrêt, à des cellules ganglionnaires qui maintiennent et prolongent l'excitation, les autres aboutissant à des cellules qui fonctionnent d'une manière opposée. Dans l'état d'intégrité du système nerveux, ce sont ces dernières qui l'emportent quand une pince serre l'antenne. On objectera, sans doute, que toute piqure aboutit au même résultat et qu'il serait surprenant que, chaque fois, ce soient les cellules mobilisantes qui soient touchées. Cette objection s'est présentée à moi ; j'y réponds, provisoirement, en admettant que les centres toniques n'appartiennent pas à la chaîne ventrale, mais vraisemblablement, à une autre partie du système nerveux des Arthropodes. La lésion du ganglion se répercute plus ou moins sur cette partie.

Cette interprétation repose dans son ensemble, non seulement sur le fait expérimental direct, mais aussi sur l'effet des excitations des antennes des Criocères : la friction et la pression produisent des résultats contraires. Peut-être faut-il comprendre le phénomène tout autrement et penser que les mêmes terminaisons se comportent différemment suivant qu'elles reçoivent une excitation faible ou forte, auquel cas la lésion aurait pour effet de diminuer l'intensité de l'excitation. Toutefois, l'hypothèse de centres distincts est un fait chez les Vertébrés, les centres toniques appartenant au système sympathique.

Quoi qu'il en soit de ces explications, qui appellent des recherches précises au moyen d'une instrumentation appropriée, les données expérimentales que je viens de mettre en évidence permettent d'affirmer que les phénomènes d'immobilisation et de mobilisation ne sont pas sous la dépendance exclusive d'un seul et unique ganglion. Ils dépendent du système nerveux dans son ensemble, de son excitabilité, de ses relations avec l'extérieur. Une modification, si faible soit elle, apportée en un point quelconque de ce système, entraîne une variation de l'excitabilité, en même temps qu'elle change l'étendue des relations avec l'extérieur. Aucun ganglion ne renferme en lui-même

un pouvoir spécial sur le reste de l'organisme; tous tiennent leur activité de leur interaction les uns avec les autres et avec le milieu, tous influent plus ou moins sur l'individu entier. Chacun d'eux, sans doute, exerce une action locale et qui semble autonome, comme le montrent les expériences classiques consistant à séparer les divers segments d'une Guêpe, mais son action ne s'étend pas moins sur tous les autres, de même qu'elle dépend d'eux dans une mesure appréciable.

Si, par exemple, je détruis le 2^e ganglion thoracique d'un Acridien (*Sphingonotus caeruleus*) je ne change rien, en apparence, aux mouvements que commandent les autres ganglions. Je remarque, cependant, que l'excitation des tarsi antérieurs provoque un mouvement des mandibules sensiblement plus ample qu'avant l'opération, tandis que l'excitation des tarsi postérieurs ne provoque plus la détente du saut, bien que ce membre ne soit, en aucune façon, paralysé. La friction de l'abdomen cesse, elle aussi, de provoquer la détente du saut (¹), et provoque simplement une agitation marquée des pattes postérieures. Ainsi, les ganglions céphaliques, prothoraciques et métathoraciques ne fonctionnent pas, en l'absence du ganglion mésothoracique, comme ils fonctionnaient auparavant : les nerfs de chacun d'eux ont une distribution locale bien déterminée, une excitabilité propre qu'ils ne peuvent pas ne pas avoir, et ce que nous appelons autonomie n'est autre chose que la mise en jeu de réflexes à trajet court. Les mouvements d'ensemble, la coordination de ces réflexes, sont liés à l'action que ces ganglions exercent les uns sur les autres. Le ganglion céphalique n'a pas, à ce point de vue, plus d'importance que les autres ; seulement, sa présence entraîne l'arrivée constante d'excitations qui viennent par les yeux, par les antennes, par le reste des téguments, et jouent, suivant les animaux, un rôle plus ou moins prépondérant. Ce ganglion n'intervient pas en tant que centre psychique ou spécifiquement régulateur ; les effets de la destruction de l'un quelconque des ganglions thoraciques en fournissent, je crois, la preuve indiscutable.

J'en pourrais, au besoin, fournir une autre preuve et qui montrerait, par surcroît, qu'une identité anatomique n'entraîne pas une

(¹) Etienne RABAUD. Sur quelques réflexes des Orthoptères acridiens. *C. R. Soc. biol.* 1915.

identité physiologique. Des vues de pure morphologie conduisent à admettre que les divers segments des Myriapodes, le segment céphalique exclu, possèdent exactement la même valeur. Or, l'excitation des segments antérieurs et celle des segments postérieurs sont nettement antagonistes, et l'antagonisme va décroissant à mesure que l'on s'écarte des segments extrêmes pour se rapprocher des segments moyens. Cet antagonisme persiste après décapitation ; il ne dépend donc pas d'une influence directe que le ganglion cérébroïde exercerait sur les autres. En fait, chaque paire ganglionnaire a ses propriétés particulières qui s'exercent dans un ensemble ; toutes réunies forment un système nerveux dont le fonctionnement résulte de l'interaction générale des diverses paires. Lorsque l'une quelconque d'entre elles disparaît, le fonctionnement change et nous venons de voir que l'immobilisation devient plus facile, plus difficile, plus durable ou plus brève suivant le cas. L'effet n'est pas lié à un ganglion pris en lui-même, mais à un ganglion uni à un certain nombre d'autres. Les ganglions homologues, chez des animaux différents, n'ont pas nécessairement la même valeur. Suivant qu'ils correspondent à des zones capables de recueillir un grand nombre ou un petit nombre d'excitations, leur suppression produit un effet plus ou moins considérable. Le cerveau acquiert une importance en fonction de la surface des yeux ; et il en est ainsi pour les autres ganglions relativement à la surface tégumentaire avec laquelle ils sont en relation.

En outre, il faut tenir compte du degré de sensibilité de chaque organisme aux diverses excitations. La lumière, pour continuer le même exemple, n'agit pas sur tous de la même manière. Le fait général réside donc dans le fonctionnement d'ensemble et la subordination *réciproque* des diverses parties du système nerveux.

3. L'immobilisation réflexe et le sommeil

Comme conséquence de l'ensemble des données que nous venons d'acquérir, nous sommes conduits à examiner les rapports de l'immobilisation réflexe avec le sommeil des Arthropodes. J'y ai précédemment fait allusion en recherchant la

nature de l'immobilisation réflexe ; nous pouvons conclure en ce qui le concerne, maintenant que nous possédons des renseignements circonstanciés de divers ordres.

Ainsi que l'a très justement fait remarquer H. PIÉRON, ⁽¹⁾ l'attitude du sommeil, chez les Arthropodes, n'est pas toujours une attitude de repos. Bien au contraire, cette attitude exige une véritable contraction longuement prolongée. J.-H. FABRE décrit une *Ammophila holosericea* fixée par les mandibules, redressée et rigide, à une tige de Lavande, l'axe du corps perpendiculaire au support, les pattes repliées. J'ai souvent observé des *Ammophila heydeni* dans une situation analogue, fortement accrochées par les mandibules à une tige quelconque, les pattes pendantes, groupées en faisceau, et l'abdomen fortement relevé. De même, on rencontre souvent des *Calioxys* également fixés par les mandibules, la tête en bas, les membres repliés sur le corps. La position de *Celonites abbreviatus* en état de sommeil est plus étonnante encore : il ne s'accroche au support ni avec ses mandibules ni avec ses pattes, mais il le serre fortement entre le prosternum et la bouche d'une part, l'abdomen de l'autre, les pattes antérieures reposant sur le support et les ailes glissées sous l'abdomen. Réveillé, il se redresse le long de la tige, mais ne tarde pas à reprendre la même attitude et la reprend indéfiniment chaque fois qu'il a été dérangé ; elle lui est donc bien habituelle.

Ces attitudes, et l'on en pourrait signaler d'autres, semblent exiger un effort prolongé, mais qui n'entraîne pas la fatigue, sans quoi il ne durerait pas. En tout cas, l'animal fixé au support s'y cramponne solidement ; on peut couper la tige, la transporter à d'assez grandes distances, sans faire lâcher prise.

Très souvent, ces attitudes de sommeil sont très sensiblement les mêmes que celles de l'immobilisation. *Celonites abbreviatus* et les Myriapodes s'enroulent en boule dans les deux cas ; il n'y a pas néanmoins un rapport nécessaire entre les deux. Ainsi, *Stilbum splendidum* endormi est fixé à une tige quelconque, accroché par les pattes, l'abdomen allongé à peine infléchi sur le thorax, attitude qui ne ressemble nullement à la flexion forcée de l'état d'immobilisation. Beaucoup d'autres Arthropodes

(1) HENRI PIÉRON. *Le problème physiologique du sommeil*. Paris, Masson, 1912.

dorment en reposant sur leurs pattes, tels *Bacillus gallicus* ou *Carausius morosus*, parmi ceux qui nous intéressent directement.

L'attitude ne permet donc pas à elle seule d'établir une relation quelconque entre le sommeil et l'immobilisation, et l'on pourrait penser que la ressemblance qui existe parfois, à ce point de vue, entre les deux états, résulte d'une pure coïncidence.

Mais en poussant l'analyse, on trouve un trait de ressemblance qui conduit à les rapprocher : *l'animal endormi est toujours plus facilement immobilisable que l'animal éveillé* ; je l'ai constaté d'une façon indiscutable pour *C. morosus*, *Nepa cinerea*, *S. splendidum*. Gardons-nous, pourtant, de conclure qu'il y a identité entre les deux états ; l'animal endormi reste généralement excitable par toute la surface de son corps. En prenant avec précaution un *C. morosus* endormi, on le réveille ; il s'agite, et se met en marche dès qu'on le lâche ; en le saisissant, au contraire, un peu brusquement, ses membres se replient tout le long du corps et il devient immobile. *Nepa cinerea* et *Stilbum splendidum* se comportent de la même manière. Sommeil et immobilisation ne se confondent donc pas dans ces cas.

Parfois, cependant, aucune distinction n'est vraiment possible. Un *Cælioxys*, une *Ammophile* endormis ne diffèrent guère d'un Insecte immobilisé ; leur sensibilité est très émoussée, des secousses légères, mais très prononcées ne les font pas sortir de leur état. *Schizophyllum mediterraneum* est aussi très comparable à lui-même dans le sommeil et l'immobilisation. Enfin, j'ai vu s'endormir sous mes yeux un *Clytus variegatus* enfermé dans un tube ; il devenait immobile et n'adhérait plus que faiblement à la paroi du verre, je pouvais alors faire tomber le Coléoptère sur le dos les pattes étendues, le saisir avec une pince et le transporter sans qu'il bouge. Une fois éveillé, je ne pouvais l'immobiliser, sinon d'une façon passagère, mais il reprenait le sommeil peu après mes essais infructueux. Cette reprise ne se confondait pas, néanmoins, avec une « autocatalepsie ».

A coup sûr, sommeil physiologique et immobilisation provoquée sont deux états très voisins, quant à l'une de leurs manifestations tout au moins ; l'un et l'autre comportent une hypertonicité musculaire, beaucoup plus marquée dans le second que dans le premier ; à ce point de vue, toutes les transitions existent certainement entre les deux. Le plus souvent, l'animal endormi

conserve avec son substrat un contact plus ou moins intime, de sorte que l'excitation motrice qui vient des tarsi persiste. Elle ne persiste pas intégralement, car l'adhérence est nettement moins forte ; elle persiste suffisamment toutefois pour maintenir un certain état d'activité, qui se traduit surtout par la persistance de la sensibilité générale, émoussée sans doute, mais non abolie. Lorsque l'Arthropode abandonne tout contact des tarsi avec le substrat, même s'il demeure fixé par une partie de son corps, comme l'Ammophile ou *Cælioxys*, les rapports entre le sommeil et l'immobilisation deviennent forcément plus étroits, car l'hypertonie qui existe dans le premier se rapproche de celle qui existe dans la seconde ; peut-être même le sommeil touche-t-il de très près à l'immobilisation qui résulte du décollement des tarsi.

En toutes circonstances, cependant, une différence demeure et qui n'est pas négligeable : le sommeil apparaît « spontanément », l'immobilisation est toujours un état *provoqué*. La « spontanéité » du sommeil n'est évidemment qu'une apparence ; elle dérive des modifications périodiques qui se produisent dans le milieu et de celles que le fonctionnement des organes détermine dans l'organisme lui-même. Les excitations extérieures changent constamment au cours de la journée ; en particulier l'éclairement et la température se modifient, l'intensité des excitations lumineuses et thermiques diminue ; les animaux euryphotes et eurythermes perdent, dès lors, une partie de leurs excitations motrices. D'autres excitations s'atténuent ou changent de forme et, finalement, l'animal s'arrête, devient immobile, partiellement insensible.

Sur les détails du phénomène, nous ne possédons aucun renseignement ; c'est tout le problème du sommeil qui se présente et que nous n'essaierons pas de résoudre. Par analogie, nous pouvons penser que les accumulations de substances toxiques, dont H. PIÉRON ⁽¹⁾ a montré l'existence chez les Mammifères, jouent un rôle déterminant et provoquent un certain degré d'hypertonie. Le fonctionnement des organes aboutit vraisemblablement à ce résultat. Je me garderai de conclure que le sommeil se réduit, comme l'immobilisation, à un processus de

(¹) *Op. cit.*, 1912.

contracture durable; le sommeil renferme peut-être d'autres éléments qui nous échappent. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous devons nous borner à constater une ressemblance très grande entre les deux états : une simple différence de degré semble, seule, les séparer : la contracture de l'Arthropode endormi, qui garde contact avec son substrat par ses tarsi, est certainement moins forte que la contracture de celui qui a perdu tout contact de ce genre. C'est là que se trouve la démarcation entre le sommeil et l'immobilisation, sous les réserves que nous venons d'indiquer.

CHAPITRE VII

SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DE L'IMMOBILISATION

Au point de vue qui nous occupe, nous devons simplement retenir que l'immobilisation réflexe est un cas particulier, une simple exagération, du tonus musculaire normal. Tel est le fait essentiel qui ressort avec une parfaite évidence de tout ce qui précède. Mais ce fait doit être replacé dans l'enchaînement des phénomènes. Comment l'interpréter ?

1. La théorie du réflexe-instinct

La théorie de la « simulation de la mort », d'où nous sommes partis, a pris naissance du fait que l'hypertonie se produit avec une assez grande facilité dans certains cas. Sans doute, l'existence du réflexe immobilisant chez la très grande généralité des Arthropodes ne donne pas à cette théorie une très grande vraisemblance. Néanmoins, il se pourrait, que l'immobilisation ait, parfois, la signification que les naturalistes lui attribuent. C'est ce qu'il importe d'examiner.

L'immobilisation se produisant dans certaines circonstances donne-t-elle prise à la sélection ? A-t-elle servi de base à la forma-

tion d'un « instinct » qui pousse les animaux à rester immobiles ou à prendre l'aspect d'un cadavre en présence d'ennemis, de façon à ne pas attirer leur attention? Telle est l'hypothèse initiale de DARWIN adoptée par ROMANES. Sauf J.-H. FABRE, bien servi, pour une fois, par son opposition systématique au transformisme, la plupart des auteurs voient dans cette immobilité une attitude protectrice. Elle le serait, du reste, par des moyens différents suivant les espèces. *Coccinella 7-punctata* protégerait ses pattes en les repliant et les abritant sous les élytres; les Dermestes diminueraient la surface de prise ⁽¹⁾. D'autres ajouteraient à l'immobilité un mimétisme morphologique qui accentuerait la protection, telle *Hispa testacea* immobile sur les feuilles de Cistes et ressemblant à une graine hérissée, ou *Carausius morosus* se confondant par sa forme et sa coloration avec les branches des plantes sur lesquelles il vit. P. SCHMIDT partage, pour ce Phasme, l'opinion de PIÉRON ⁽²⁾, *C. morosus* serait mimétique à l'extrême et la Katalepsie traduirait une « adaptation spécifique des muscles et du système nerveux à ce but », en ménageant la dépense d'énergie et en supprimant les réflexes.

Naturellement, la conception s'étend à tous les cas imaginables, car, dans tous, il sera toujours possible d'imaginer les raisons qui donnent à l'immobilité un rôle protecteur. On aperçoit d'ailleurs fort bien que si la genèse des phénomènes est bien celle qu'indique ROMANES, les animaux à mouvements lents et se déplaçant peu seront particulièrement favorisés par la sélection.

Que vaut cette interprétation? L'immobilisation réflexe procure-t-elle aux animaux un avantage véritable? Nous possédons, je crois, tous les éléments nécessaires pour en décider.

Tout d'abord, appellerons-nous « instinct » le fait, pour un animal, de devenir immobile sous l'influence d'une excitation périphérique quelconque? Il ne s'agit que de s'entendre et d'admettre que tout réflexe rentre dans le cadre de l'instinct. Ce n'est pas cela, toutefois, que veulent dire les auteurs quand ils

⁽¹⁾ H. PIÉRON. *Op. cit.*, 1908.

⁽²⁾ H. PIÉRON. *Op. cit.*, 1910.

nomment « instinct » l'immobilité « protectrice ». Implicitement ou non, ils conçoivent un mouvement dans la production duquel interviennent des influences sensorielles. L'attitude dépendrait, non d'excitations portant sur certaines zones périphériques, mais d'excitations quelconques, capables de créer un « danger » pour les animaux. Ceux-ci, suivant L. CUÉNOT ⁽¹⁾, reprendraient leur activité « lorsqu'ils croient le danger disparu ». L'idée est exprimée sans détours ; certains auteurs ne seraient même pas éloignés d'admettre, dans cet instinct, un certain degré de volition.

Or, j'ai suffisamment montré que l'animal ne prend aucune part active dans l'acte réflexe ; il le subit, tout à fait incapable de lui faire obstacle ou d'y contribuer. Donnons donc à ce réflexe le nom qui nous plaira ; appelons-le « instinct », terme suffisamment imprécis pour s'appliquer à tout, mais sachons bien que cet instinct est un réflexe sensitivo-moteur pur. Du même coup, la question de savoir si l'immobilisation est un acte volontaire reçoit une réponse péremptoire. Même si l'on évite d'envisager les états de conscience, inaccessibles à notre recherche, nous ne trouvons ici aucun élément psychique, puisque le réflexe se produit en l'absence des ganglions céphaliques et en dehors de toute excitation sensorielle.

Il ne reste plus alors qu'à examiner si le réflexe comporte un certain degré d'utilité pour les Arthropodes.

L'immobilité aurait persisté et se serait développée en partant d'animaux à démarche peu rapide, n'ayant, par là même, qu'une tendance peu marquée à fuir en cas d'attaque. Si cette conception est vraie, les animaux lents doivent être plus facilement immobilisables. Or, tel n'est pas le cas.

Sans doute, les Phasmes ne font, au cours d'une journée, que des déplacements insignifiants. Même, quand ils marchent, leurs mouvements restent relativement lents. Toutefois, ils ne représentent pas le cas général, et il est aisé de montrer que la lenteur physiologique n'a aucun rapport nécessaire avec la possibilité d'immobilisation. Ce rapport existerait si tous les Arthropodes lents s'immobilisaient et de la même manière, car on serait

(1) L. CUÉNOT. *Op. cit.*

en droit de penser que tous les réfractaires à l'immobilisation ont disparu, leur lenteur, jointe à la persistance des mouvements, les ayant mis à la merci de leurs ennemis. Mais il n'en est rien. Les Zygènes, Papillons au vol lourd, qui stationnent indéfiniment sur les fleurs, se déplaçant peu, ne sont immobilisables que pour une très courte durée, d'autant plus courte que la température extérieure et l'éclairement sont plus intenses. *Timarcha nigro-violacea*, Coléoptère lent et lourd, semble réfractaire à l'immobilisation durable. Placé sur le dos et serré entre les mors d'une pince, ou pris entre les doigts, il ne cesse de se mouvoir que pendant l'excitation. Inversement, d'une part, des Insectes capables de demeurer longtemps immobiles ne tombent pas inertes au moindre choc. *Mantis religiosa*, par exemple, fait des stations prolongées à la même place et paraît insensible à tout ce qui l'entoure; mais un mouvement du feuillage, un déplacement de l'air, loin de provoquer l'hypertonie, déterminent sa mise en marche; on ne l'immobilise, nous l'avons vu, qu'en la couchant au préalable sur le dos, puis en exerçant une pression sur le sternum. — D'autre part, des Insectes particulièrement actifs, comme *Stilbum splendidum* ou les Criocères, sont facilement et constamment immobilisables.

Peut-être, d'ailleurs, pourrait-on se demander si une grande activité ne serait pas la condition la meilleure pour rendre efficace l'immobilisation. En effet, si l'animal qui récupère ses mouvements ne se redresse qu'avec lenteur, il aura plus de chances de retomber sous les coups de ses ennemis que s'il se redresse et s'éloigne vivement. Cela encore ne correspond pas aux faits : les *Larinus*, rendus à l'activité dans certaines conditions, se retournent et se mettent en marche à une allure tellement lente qu'elle ne servirait nullement de sauvegarde à l'animal.

Pour ces diverses raisons, on n'aperçoit guère comment la sélection aurait une prise utile sur des manifestations aussi disparates, le point d'appui — c'est-à-dire la lenteur d'allure — faisant souvent défaut.

L'attitude, au moins, créerait-elle un avantage véritable qui puisse protéger efficacement l'animal et devenir ainsi le point de départ d'une sélection? A ne voir que quelques cas isolés, on

pencherait volontiers à penser que l'Insecte, en appliquant les membres contre son corps, réduit au minimum la surface de prise et se protège, du même coup, contre un prédateur. Mais en observant de nombreux individus, ou le même individu au cours de ses immobilisations successives, on aperçoit qu'ils ne prennent pas toujours l'attitude « protectrice ». Celle-ci dépend de l'intensité de l'excitation, ou de son point d'application. *Chrysomela cerealis*, par exemple, n'a-t-elle pas souvent une attitude recroquevillée, telle que les pattes font saillie en avant de l'abdomen ? Les *Larinus* ne prennent-ils pas deux attitudes différentes et telles, toutes deux, que les membres sont écartés du corps, s'offrant, pour ainsi dire, à la prise, recroquevillés en avant du sternum dans un cas, placés en extension complète et dépassant largement le thorax à droite et à gauche dans un autre ?

On pourrait objecter, néanmoins, que certaines attitudes sont protectrices pour d'autres raisons. *Stilbum splendidum*, *Glomeris guttata*, qui se roulent en boule, ont une carapace chitineuse si épaisse, qu'une fois immobilisés ils défient toute attaque. Cela serait vrai si l'attitude mettait hors d'atteinte les parties sensibles de l'animal, si le réflexe antagoniste n'existait pas. Mais *S. splendidum* laisse ses ailes en dehors et *G. guttata* toute la surface de ses segments terminaux. D'autres Arthropodes donnent prise par leur surface abdominale qu'il suffit de toucher, même légèrement, pour entraîner la reprise des mouvements. Le cas de *S. splendidum* en particulier et, plus généralement, celui des Chryside, mérite de nous arrêter. LEPELETIER DE SAINT FARGEAU ⁽¹⁾ rapporte qu'un *Hedychrum* pondait dans un nid de *Megachile muraria* lorsque celui-ci survint ; il se précipite sur le Chryside qui se roule en boule au premier choc ; le Mégachile mord, sans résultat, la carapace glissante et, finalement, coupe les ailes de l'Hédychre au ras du thorax, puis le rejette au bas du mur. La « protection » offerte par la cuirasse n'a donc pas empêché une mutilation ; celle-ci, à son tour, n'a pas empêché le Chryside de pondre un œuf dans le nid du Mégachile : le Chryside privé d'ailes, remontant le long du mur, revient, en effet, à son point de départ. Une défense active aurait abouti au même résultat, évitant peut-être même la perte des ailes qui restreint

(1) Aug. BRULLÉ. *Histoire naturelle des Insectes Hyménoptères*, par A. LEPELETIER DE SAINT FARGEAU, t. IV, 1846.

les facilités de déplacements. La défense active aurait, à tout prendre, mieux valu, car la résistance des téguments ne procure pas une « protection » suffisante, car la cuirasse de l'animal roulé en boule n'est pas sans défauts. L'extrémité abdominale du *Stilbum splendidum* immobilisé dépasse la tête repliée, de sorte que les sternites abdominaux minces, peu résistants, constituent un point faible pour les mandibules d'un ennemi. Par suite, le Chryside replié sur lui-même n'est pas mieux défendu que le Chryside en extension. Dans l'une et l'autre attitude les téguments sont également résistants, la surface abdominale et les ailes ne sont pas moins accessibles. De même, un *Glomeris* demeurant fixé par ses tarse, et le rebord de ses segments dorsaux appliqués sur le sol, n'offrirait pas moins une surface glissante et résistante.

L'attitude de l'immobilisation ne procure donc aucun avantage vrai. Elle ne met même pas l'individu à l'abri des mutilations graves. Outre les ailes, elles portent fréquemment, chez les Chrysidés, sur d'autres organes. R. du Buysson ⁽¹⁾ signale que l'on rencontre souvent des individus ayant perdu leurs antennes ou des pattes. Cela vient sûrement du fait que ces Insectes abandonnent irrésistiblement l'attitude d'immobilisation quand les mandibules de leurs antagonistes touchent les zones dynamogènes. R. du Buysson raconte, par exemple, qu'un *Megachile argentata* emportait une *Chrysis cyaniventris* Ab. roulée en boule. « Celle-ci se sentant entraînée au dehors se déroule en se débattant ». Les sensations des *Chrysis* ne leur permettent peut-être pas des réflexions si profondes, mais il n'est pas douteux que le *Megachile*, en exerçant une pression ici ou là, a déterminé la reprise de l'activité : le parasite cesse donc de « simuler la mort » au moment où cette attitude lui serait encore fort utile. Persisterait-elle, du reste, qu'elle ne serait guère plus efficace.

La protection résulterait-elle alors de l'immobilité même, capable de dérouter un prédateur, soit en rendant la victime invisible, soit en lui donnant quelque ressemblance avec un cadavre ?

L'une ou l'autre hypothèse implique que la vue seule entre en jeu quand un animal quelconque en poursuit un autre. Rien

(1) R. du Buysson. Les Chrysidés. T. IV du *Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*. Gray, 1891.

n'est moins sûr. Certainement, divers animaux discernent un objet mouvant mieux qu'un objet immobile ; mais tous ne se comportent pas de la même manière et, très probablement, l'odorat, d'autres sens peut-être, interviennent efficacement. Or, immobile ou non, un Arthropode vivant ne saurait être confondu avec un cadavre. Rien ne prouve, au surplus, qu'une proie morte rebute nécessairement un prédateur quelconque. Au contraire, les faits connus prouvent que l'immobilité ni la mort ne changent rien aux événements. Sous mes yeux, un Pompile poursuit une Araignée ; celle-ci fuit à toute allure. Le Pompile la rejoint et la saisit. Alors se produit une bousculade violente et rapide, dont je n'ai pu suivre tous les détails en raison de sa rapidité même ; elle se termine bientôt, l'Hyménoptère lâchant prise sans avoir donné aucun coup d'aiguillon, sans doute, refoulé par une volte-face soudaine de l'Araignée. Celle-ci, néanmoins, a subi un choc assez rude, elle reste sur le dos, les pattes ramenées vers le corps, parfaitement immobilisée. Cette attitude et cette immobilité vont-elle lui servir, la mettre à l'abri d'une nouvelle attaque ? En aucune façon. Le Pompile revient bientôt et, nullement trompé par l'aspect de sa proie, se précipite sur elle. A cet instant même, l'Araignée recouvre son activité, mais il est trop tard : le Pompile la saisit, la pique et la repique, puis l'emporte.

FERTON rapporte une observation très analogue. Une Araignée poursuivie par un Pompile tombe, elle est rejointe et « attend immobile, les pattes repliées sous le corps, le coup d'aiguillon qui la paralyse ». FERTON admet qu'une « peur instinctive » empêchait l'Araignée d'utiliser « ses moyens de défense ». Il est trop évident qu'elle était immobilisée par la contracture de ses membres et parfaitement incapable de mouvement ⁽¹⁾.

Singulier moyen de défense que celui qui laisse au prédateur le temps de revenir. Sans l'immobilisation, en effet, les Araignées se seraient éloignées, et le moindre déplacement suffit, on le sait, pour égarer complètement un Pompile. Remarquons, en outre, que celui-ci pond généralement sur des Araignées vivantes ; les faits prouvent que l'attitude ne transforme pas, pour l'Hyménoptère, une Araignée vivante en une morte.

Et d'ailleurs, n'y a-t-il pas quelque exagération à prétendre

⁽¹⁾ Ch. FERTON. Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides. *Actes Soc. lin. Bordeaux*, t. XLIV, 1891.

que les animaux qui se nourrissent de proies vivantes sont rebutés par une proie morte? Une observation de P. MARCHAL ⁽¹⁾ prouve que les prédateurs ne font pas toujours la différence. *Lygellus epilachnæ* GIARD, parasite d'*Epilachna argus*, pond parfois dans des dépouilles larvaires absolument vides. Ces dépouilles conservent donc tout ou partie des qualités qui attirent le parasite, en dépit du changement marqué que subissent la forme et la consistance. Dans le régime de proies vivantes entre certainement plus, sinon même autre chose, que l'état de la chair à dévorer. Ainsi, *Mantis religiosa* ne se nourrit jamais d'Insectes morts; cela tient surtout à ce qu'elle stationne sur les plantes et saisit exclusivement les animaux qui passent à sa portée. Elle les suit des yeux pendant un certain temps, puis lance ses pattes ravisseuses, sans se déplacer si la victime se rapproche suffisamment, allant vers elle si celle-ci s'arrête et reste immobile à trop grande distance. La victime capturée, la Mante l'entame aussitôt, sans jamais ramasser les morceaux qui tombent; elle abandonne, comme je l'ai vu, jusqu'à l'abdomen entier d'un *Stenobothrus*. Mais si je lui présente cet abdomen au bout d'une pince, elle le prend et le dévore. En quoi, du reste, cet abdomen d'un Criquet qui vient à peine de mourir diffère-t-il de celui d'un Criquet vivant? Ses tissus vivent encore, aucun changement appréciable n'a eu le temps de se produire. Se produirait-il, qu'il ne rebuterait pas la Mante; celle-ci se nourrit à l'occasion de chair depuis longtemps morte, et WATTEBLED ⁽²⁾ a pu en élever avec des morceaux de viande crue de bœuf ou de mouton. La Mante n'est donc pas repoussée par le cadavre, ni « trompée » par l'immobilité. Tout Insecte qui tombe à sa portée est capturé, même s'il cesse de bouger, comme je l'ai constaté à diverses reprises.

Et l'on peut affirmer que nombre de prédateurs se comportent de même, en particulier les Araignées qui « attendent » sur une fleur le passage d'une victime éventuelle. J'ai offert une Mouche fraîchement tuée à *Thomisus onustus*, qui l'a saisie et sucée sans hésitation; j'ai vu des individus de la même espèce

(1) P. MARCHAL. Sur le *Lygellus epilachnæ* GIARD (parasitisme: erreur de l'instinct; évolution) *Bul. Soc. ent. Fr.* 1897.

(2) WATTEBLED. Sur le régime alimentaire de la *Mantis religiosa* en captivité. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. XIV, 1884.

se précipiter sur une Mouche morte depuis plusieurs jours et desséchée.

L'immobilité, par elle-même, ne semble pas d'une grande efficacité.

Concourrait-elle, alors, à protéger l'Arthropode en s'ajoutant à d'autres conditions, par exemple à une ressemblance mimétique parfaite quant à la forme et la coloration ?

Les Phasmes, à ce point de vue, constituent un excellent sujet d'études. Avec juste raison, leur immobilité est donnée comme complétant leur ressemblance avec les rameaux sur lesquels ils vivent. Et, sans conteste, *Bacillus gallicus* aussi bien que *Carausius morosus* immobiles dans un feuillage échappent aisément à l'œil humain. Comme ils passent la plus grande partie de la journée sans bouger, leur cas paraît péremptoire, quant à l'utilité de la « simulation de la mort ». Ne nous hâtons pas, pourtant, de souscrire aux conclusions classiques. Si, lorsque toutes les conditions se trouvent réunies, *B. gallicus* se confond avec son milieu, encore faut-il qu'elles soient réunies. Or, l'une d'elles, l'identité de coloration, fait assez souvent défaut. La teinte de *B. gallicus* varie du vert au brun et, fréquemment, un individu vert stationne sur un fond brunâtre ou rougeâtre, tandis qu'un individu brun stationne sur un fond vert. Même, les individus verts stationnant sur fond vert ne sont pas, pour cela, homochromes. J'ai souvent observé *B. gallicus* sur des feuilles de *Rubus* dont la face supérieure est d'une nuance plus foncée que le corps du Phasme, tandis que la face inférieure est plus claire et d'une teinte assez différente ; j'en ai également observé sur des touffes de *Dorycnium suffruticosum*, plante à feuillage d'un vert bleuté, sur lequel le vert franc du Bacille tranche vivement.

Ces faits ont leur valeur. Mais la question se présente encore sous un autre aspect. A supposer que l'homochromie soit toujours parfaite et dissimule la victime aux yeux de ses agresseurs habituels, l'immobilisation n'en serait que plus inutile ; elle pourrait même passer pour franchement nuisible. Nous avons établi, en effet, une distinction formelle entre l'immobilité simple d'un côté et l'immobilisation de l'autre. Cette distinction s'impose tout particulièrement chez les Phasmes. Simplement immo-

biles, ils conservent toute leur activité ; ils se tiennent accrochés aux feuilles et restent sensibles aux excitations extérieures ; immobilisés, ils perdent contact avec le feuillage et gisent, souvent, les membres en l'air. En un mot, pour employer le langage courant, ils perdent les moyens de fuir et perdent, en conséquence, la majeure partie des avantages que l'immobilité simple pouvait leur procurer, sans en acquérir aucun, puisque l'état de contraction leur enlève la possibilité de se déplacer au moment opportun. L'immobilité simple offrirait peut-être, au contraire, quelque utilité.

A cet égard, *Hispa testacea*, observé par PIÉRON, correspondrait mieux à la conception de l'immobilité protectrice, puisque ce Coléoptère, fixé sur les feuilles de Ciste, demeure immobile tout en conservant intégralement son activité potentielle. Mais alors le problème ne serait plus celui que nous examinons ici ; il n'y toucherait que par la question du mimétisme et nous devrions rechercher dans quelle mesure l'aspect qui trompe l'œil humain trompe également l'œil de tous les autres animaux.

Sans y insister, nous ne pouvons négliger entièrement ici ce point de vue, car l'attitude du Phasme ou de tout autre Arthropode immobilisé coïncide, parfois, avec une attitude vraiment physiologique. De plus, l'immobilisation donne à divers Arthropodes une ressemblance marquée avec un objet déterminé. J'ai montré ailleurs ⁽¹⁾ que la perception des couleurs et des formes n'est pas la même pour tous les animaux. Les expériences de JUDD ⁽²⁾ celles de HESS le prouvent sans discussion et prouvent, en même temps, que l'Oiseau discerne clairement ce que l'Homme n'aperçoit pas. L'observation de FOUCHER ajoute encore à ces preuves, dans le cas particulier de *Carausius morosus*. Ce consciencieux éleveur d'Orthoptères avait cru faciliter sa besogne et améliorer, peut-être, les conditions des élevages en laissant de nombreux *C. morosus* vivre en liberté dans du Lierre tapissant un mur : mais au bout de quelques semaines, en dépit de l'im-

⁽¹⁾ ETIENNE RABAUD : a) Qu'est-ce que le mimétisme ? *Revue du Mois*, 1912 ; b) La vie et la mort des espèces. *Scientia*, 1917.

⁽²⁾ S.-O. JUDD. The efficiency of some protective adaptations in securing insects from Birds. *The Amer. nat.*, t. XXXIII, 1899.

⁽³⁾ FOUCHER G. Etudes biologiques sur quelques Orthoptères. *Bul. Soc. nation. d'acclim. de France*, 1916.

mobilité, de l'immobilisation, de la forme et de la couleur, les Moineaux avaient découvert et dévoré tous les Phasmes les uns après les autres.

Les observations de A.-L. HERRERA ⁽¹⁾ appuient encore dans le même sens. *Thaptor oblongus* en état d'immobilisation prend une attitude telle qu'il ressemble à une pupe de Diptère. Mais, ni l'immobilisation, ni l'attitude, ni la forme ne le mettent à l'abri des Poules, et HERRERA constate que « las gallinas devoran lo mismo à los individuos de *Thaptor oblongus* que han fingido la muerte, que à los que de muevan como de costumbre. »

En conséquence, lorsque l'immobilisation dure pendant un temps appréciable, qu'elle s'ajoute à d'autres conditions passant pour protectrices, l'examen critique des faits ne conduit pas à lui trouver un « avantage » réel ; elle est au moins inutile et ne saurait avoir donné prise à la sélection.

Mais alors, quand l'immobilisation ne dure qu'un court instant, joue-t-elle mieux un rôle protecteur ? Que sert à *Celonites abbreviatus* une immobilisation qui ne survit pas à l'excitation dont elle procède, qui n'oblige même pas l'insecte à lâcher le support auquel il s'accroche, à moins qu'il ne subisse une très violente secousse ? Que sert aux Zygènes cette immobilisation fugitive, qui se traduit par un simple fléchissement des pattes avec une légère inclinaison sur le côté, non suivie de chute ni d'abandon du support ? A peine supprimée, l'activité reprend, et cette brève interruption n'offre aucun avantage capable de concourir efficacement à la sauvegarde des individus.

Mieux encore. Un nombre considérable d'Arthropodes n'est immobilisable que par des manœuvres appropriées. Or, ces manœuvres sont pratiquement irréalisables dans les conditions spontanées, de sorte que le réflexe ne joue que tout à fait exceptionnellement. Hormis les interventions expérimentales, les attouchements, les chocs ne font pas lâcher prise ; les animaux restent fixés à leur substrat, ou se déplacent simplement. Le réflexe demeure ainsi toujours potentiel, sans aboutir à la réalisation. Nous plaçant alors au point de vue des « moyens de

(1) ALFONSO L. HERRERA. Medios de defensa en los animales *Memorias y revista de la Sociedad Científica «Antonio Alzate»*, t. VI, 1893.

défense » maintenus et développés par sélection, le cas de tous ces Arthropodes devient assez difficile à comprendre. Quelles que soient les conditions de leur existence, ces conditions ne diffèrent pas sensiblement de celles dans lesquelles vivent les Arthropodes facilement immobilisables ; la conformation extérieure ne diffère, par aucun trait essentiel, de celle des autres et l'on ne peut dire que ceux-ci possèdent un appareil protecteur que ne possèdent pas ceux-là. Pour s'en convaincre, il suffit d'évoquer le cas de deux espèces morphologiquement voisines, telles que *Timarcha interstitialis* et *T. nigro-violacea*. La première est immobilisable, la seconde ne l'est pas ; elles ne diffèrent, pourtant, que par des détails morphologiques insignifiants au point de vue qui nous occupe. Du reste, dans une même espèce, l'immobilisation est plus ou moins facile, plus ou moins durable, et il faudrait alors penser qu'elle joue ou non un rôle protecteur suivant les individus. Il semblerait, cependant, que si la possibilité d'être immobilisable constituait un avantage pour les uns, elle le constituerait également pour les autres. Par suite, si cette possibilité a permis ou facilité la persistance d'un organisme, comment les autres persistent-ils, puisqu'il leur manque un important « moyen de défense » ? Or, ces derniers ne sont ni plus rares ni plus décimés que les premiers. En fait, le réflexe détermine une contracture durable ici et ne la détermine pas là, sans que son « utilité » apparaisse ni dans un cas ni dans l'autre.

La clé du phénomène se trouverait-elle alors dans l'hypothèse de WHEELER⁽¹⁾ relative aux instincts rudimentaires ? Chez tous les Arthropodes à immobilisation fugitive ne s'agirait-il pas, non d'un réflexe insuffisamment développé, mais d'un réflexe en voie de régression, — et ne devrait-on pas assimiler ces manifestations « imparfaites » à un « vestigial instinct », dans le sens de DARWIN. Soit ; il faut alors expliquer la régression. L'immobilité aurait-elle cessé d'être utile ? sous quelle influence ? Où se trouve l'avantage compensateur grâce auquel les espèces qui ont perdu ce « moyen de défense » échappent néanmoins à leurs ennemis ? Et surtout, comment se fait-il que l'immobilité devienne inutile chez les uns et reste utile chez les autres, alors que les conditions

(1) WHEELER. Vestigial instincts in Insects and other animals. *Am. Journ. of Psych.*, t. XIX, 1908.

d'existence ne changent en aucune manière? Pour quelle raison, enfin, considérerons-nous comme un *vestige* ces manifestations frustes, et pourquoi ne seraient-elles pas un *début*?

Rien ne nous autorise à conclure dans un sens plutôt que dans l'autre. Constamment, nous entrons dans un dilemme, et d'autant mieux que la comparaison ne s'établit pas uniquement entre espèces, mais aussi entre individus de la même espèce. Les différences individuelles, souvent si marquées, montrent clairement que la sélection ne joue vraiment qu'un rôle effacé dans la circonstance, puisqu'elle n'a pas empêché des individus « mal défendus » de se reproduire et de faire souche de descendants.

En réalité, la théorie des « moyens de défense » dirigeant la sélection et favorisant le développement d'un instinct « avantageux » ne rend pas compte du phénomène d'immobilisation réflexe, puisque, aussi bien, ce phénomène ne correspond à aucun moyen de défense. Nous venons de voir qu'il n'ajoutait rien à la protection de divers Insectes et même qu'il pouvait parfois leur nuire, en supprimant la possibilité de « fuite ». Nous pouvons aller plus loin et constater que, dans bien des cas, sa nocivité ne fait aucun doute. Lorsque un Carabique *très agile*, *Nebria psammodes*, *Brachynus crepitans* et tant d'autres, sont appréhendés par une patte, les voilà, du même coup, réduits à la plus complète impuissance; paralysés et incapables de se débattre, ils sont à la merci du prédateur, ce qui n'aurait pas lieu s'ils conservaient la liberté des mouvements. Une Fourmi saisie par une antenne se trouve également dans une situation déplorable. J'ai vu *Formicina flava* F., qu'un *Tetramorium cispitum* L. tenait par l'antenne au ras de la tête, repliée sur elle-même violemment contracturée, entraînée par son agresseur. Les deux Fourmis sont de taille équivalente et la première ne doit son infériorité momentanée qu'à la mise en jeu de l'immobilisation réflexe. L'effet nuisible de ce réflexe ne saurait donc être mis en doute; il n'est contrebalancé par aucun effet utile et il semble que la sélection bien comprise aurait dû supprimer depuis longtemps ces organismes si mal partagés. Parmi eux, d'ailleurs, plusieurs possèdent des armes puissantes. J'ai eu sous les yeux des larves d'un Staphylin qu'immobilise une simple secousse, celle qui résulte du soulèvement de la pierre sous laquelle elles vivent. Elles tombent alors dans un état de

rigidité marquée, qui rend insensible la majeure partie de leur corps : un ennemi quelconque dévorera à sa guise ce corps relativement mou, sans courir le risque d'être lui-même mordu et déchiré par les fortes mandibules des larves ainsi réduites à l'impuissance.

En définitive, puisque, immobilisables ou non, ces diverses espèces persistent, c'est que, dans l'ensemble, le réflexe n'est pas absolument nuisible, pas plus qu'il n'est véritablement utile ; il apparaît comme simplement indifférent, si nous nous plaçons au point de vue de la persistance des espèces. Son importance ne dépasse pas celle d'un réflexe quelconque, intéressant le fonctionnement d'une partie quelconque du corps. Tout mouvement réflexe peut, à un moment donné, favoriser ou nuire, c'est une question de chance, car aucun ne se plie aux circonstances, chacun se produit de la même manière pour des excitations comparables, quelles que soient les autres conditions.

2. L'activité normale des Arthropodes

Constaterons-nous alors simplement l'existence du réflexe, laissant en suspens toute conclusion sur sa signification biologique ? Les connaissances acquises permettent de ne pas s'en tenir à la négative.

Retenons tout d'abord le fait que la contraction hypertonique est un phénomène général chez les Arthropodes, plus ou moins facilement perceptible suivant les espèces et les individus. Elle correspond, incontestablement, à une propriété fondamentale du système nerveux et dérive, comme telle, de la constitution des organismes considérés ; elle en est l'une des résultantes et ne saurait avoir d'autre raison d'être. La question revient alors à connaître les conséquences de cette propriété sur la vie des individus. Dès lors, si au lieu de nous borner à l'envisager comme moyen « de défense », conclusion hâtive et facile, nous l'envisageons par rapport au fonctionnement d'ensemble du système nerveux, nous sommes conduits à attribuer la plus grande importance aux localisations périphériques d'où partent les excitations mobilisantes et immobilisantes. Par suite, se pose aussitôt devant nous la question même du déterminisme de l'activité normale des Arthropodes.

En effet, la surface tégumentaire de ces animaux renferme un ensemble de terminaisons nerveuses qui aboutissent soit à des centres moteurs soit à des centres d'arrêt; celles-ci se groupent, surtout, dans la partie antérieure du corps, celles-là surtout dans la partie postérieure; il n'y a pas néanmoins de répartition nécessaire et ces localisations, nous l'avons vu, sont interchangeables suivant les espèces. La répartition, du reste, n'a aucune importance; où qu'elles frappent, les excitations extérieures mettent en jeu les unes ou les autres de ces terminaisons, elles mobilisent donc ou activent, elles arrêtent ou ralentissent l'Arthropode en fonction de la zone périphérique intéressée. Naturellement, quand l'excitation arrête l'animal, cet arrêt n'est pas une immobilisation proprement dite, une contraction durable, c'est une légère accentuation du tonus normal qu'une excitation antagoniste, également légère, fait disparaître. Cette excitation, toutefois, suffit pour interrompre les mouvements et les déplacements.

Les excitations, mobilisantes ou inhibitrices, sont purement sensibles, quel que soit leur point d'application. Les rayons lumineux eux-mêmes, frappant les yeux, interviennent, à ce point de vue, à titre d'excitant sensitif. Assurément, les excitations sensorielles ne sont pas exclues de l'activité normale des Arthropodes, seulement elles n'entrent en jeu que secondairement: elles ne mettent pas l'animal en marche ni ne l'arrêtent, elles dirigent ses mouvements. L'Insecte s'envole sous l'influence d'excitations lumineuses sensibles, il prend une direction plutôt qu'une autre sous l'influence des excitations sensorielles que reçoivent ses divers organes des sens.

La permanence ou la cessation de l'activité sont ainsi liées à la permanence, à la cessation ou à la succession des excitations. L'excitation motrice des tarsi, par exemple, concourt à maintenir l'Arthropode en état de mobilisation active, parce que cette excitation neutralise des excitations immobilisantes qui frappent d'autres parties de la surface des téguments. Quand les tarsi perdent contact avec leur substrat, une partie des excitations motrices manquent du même coup et les excitations immobilisantes, prenant le dessus, provoquent un arrêt plus ou moins durable.

Ces excitations des tarses, toutefois, ne maintiennent pas seules l'activité. Lorsqu'un Insecte vole, elles font entièrement défaut et leur absence n'entraîne pourtant pas l'immobilité. Les excitations visuelles interviennent alors d'une manière très efficace, et il résulte bien de mes expériences que ces excitations aboutissent en grand nombre aux muscles moteurs des ailes. On le constate aussi quand on examine une *Aeschna* posée sur un buisson. Un peu avant qu'elle ne s'envole, ses ailes antérieures s'animent de vibrations courtes et répétées, qui durent plus ou moins longtemps en fonction de variables diverses, particulièrement de la température extérieure ; les vibrations s'accroissent progressivement, deviennent plus amples, décollent les tarses du substrat et l'Insecte part. Il volera tant que les excitations mobilisantes domineront les immobilisantes, tant que les excitations visuelles et autres compenseront l'absence des excitations tarsales. Puis il s'arrêtera et se posera sur une branche, jusqu'au moment où les actions de contact, s'ajoutant à toutes les autres, détermineront un nouveau départ.

Les Papillons se comportent d'une manière analogue. Ce ne sont point leurs pattes qui abandonnent le substrat les premières, l'animal ne saute pas avant de s'envoler ; ce sont ses ailes qui, si l'on peut dire, l'arrachent de son substrat. Chez d'autres Arthropodes, les excitations visuelles aboutissant aux ailes jouent un rôle moindre ; la mise en marche suit une autre voie, tout en ayant toujours un point de départ périphérique. Le saut des Acridiens, par exemple, dépend, en partie peut-être, des excitations visuelles, car l'animal aveuglé, sans perdre le pouvoir de sauter, saute beaucoup moins que l'animal non aveuglé ; mais les excitations abdominales interviennent aussi, d'une façon marquée, comme je l'ai montré ⁽¹⁾.

Ainsi, au cours de l'activité normale, les excitations motrices et inhibitrices prennent alternativement le dessus. Dans cette alternance, les excitations visuelles ne jouent pas forcément le rôle prépondérant chez tous les Arthropodes, ou ne le jouent pas de la même manière. Suivant leur constitution, les organismes sont plus ou moins sensibles à des excitations de tous ordres, et, bien que nous ne soyons pas toujours en état de pénétrer exac-

(1) Etienne RABAUD. *Op. cit.*, 1915.

tement leur nature et leur mode d'action, les faits obligent à reconnaître leur importance. Parfois elles se surajoutent aux excitations visuelles, parfois elles interviennent seules et concourent, à des degrés divers, à mettre l'animal en marche ou à l'arrêter. Les vibrations mécaniques, à cet égard, ne sont pas négligeables, ni les excitations de contact, ni les excitations thermiques. De toutes façons, et sans cesse, l'Arthropode est soumis à tout un ensemble d'influences d'où dépend étroitement son mode d'activité.

Dans les conditions habituelles, l'effet de ces influences produit l'alternance de mouvement et de repos; nous considérons volontiers cette alternance comme « spontanée ». car, sollicité par des variables sans nombre qui échappent à l'observateur, l'animal semble agir au gré de sa fantaisie. Toutefois, une analyse, même sommaire, de cette alternance conduit à une autre interprétation. Le jeu des influences change au cours de la journée; certaines d'entre elles s'affaiblissent et disparaissent, laissant dominer certaines autres. Le changement résulte de la succession normale des phénomènes quotidiens.

A mesure, par exemple, que le soleil monte sur l'horizon, que la lumière gagne en intensité et que la température s'élève, l'activité des organismes euryphotes s'accroît; elle atteint un maximum quand le soleil, en plein été, brille de tout son éclat. Mais cette activité décroît dès que l'intensité lumineuse commence à diminuer, que certaines radiations s'atténuent ou s'éteignent, et sans que la température diminue sensiblement. Rien n'est plus instructif, à cet égard, que d'observer les Lépidoptères rhopalocères, et surtout les plus communs, dont on a simultanément sous les yeux un nombre d'individus suffisant pour établir des comparaisons. Durant toute la journée, les *Lycæna argus*, pour fixer les termes, passent de fleur en fleur, battant lentement des ailes, stationnant peu sur chacune, s'envolant au moindre déplacement d'air. Vers 17 heures, en août, vers 16 heures en septembre, leur activité commence à décroître; ils se posent sur l'extrémité d'une tige quelconque, souvent une tige de Graminées, puis, après avoir lentement ouvert et fermé leurs ailes à deux ou trois reprises, ils les ferment définitivement et ne se déplacent plus. Leur position est alors caractéristique : l'axe de leur corps est toujours oblique sur le plan hori-

zontal, et de telle sorte que la tête regarde en bas. Par rapport au soleil, leur orientation est quelconque, et lorsque plusieurs individus sont posés dans le voisinage immédiat les uns des autres, on constate aisément qu'ils sont tournés dans tous les sens. Le soleil ne les attire donc ni ne les repousse, et ils se posent généralement en pleine lumière. Une secousse légère les fait envoler, mais presque aussitôt ils s'installent à nouveau sur une tige voisine, toujours de la même manière. C'est leur position de sommeil.

Or, très généralement, à l'heure où les Papillons commencent à se comporter ainsi, la température n'a pas encore sensiblement baissé ; souvent, d'ailleurs, ils volent par des températures moins élevées ; seules sont changées la qualité et l'intensité de la lumière, de sorte que les influences lumineuses, auxquelles sont sensibles ces animaux euryphotes, exercent une action de moins en moins marquée ⁽¹⁾. En même temps, sans doute, l'activité de la journée fait sentir son action sur le système musculaire ; elle ne produit, néanmoins, un effet si net et si prompt qu'en l'absence d'une influence motrice extérieure. Or, celle-ci commence à manquer simultanément pour tous les individus, et c'est simultanément, à quelques minutes près, que *tous* se comportent de la même manière. Cette simultanéité exclut l'idée de l'intervention prépondérante et unique de la « fatigue », car celle-ci ne frapperait pas tous les individus presque exactement au même instant. L'activité, en effet, n'est pas pour tous nécessairement la même ; au gré des contingences, les uns se déplacent plus souvent et plus longtemps que les autres, et l'on devrait voir s'échelonner la mise au repos durant un long temps, au lieu d'un arrêt quasiment simultané de tous les individus d'un même canton.

Je n'ai examiné avec quelque précision que *Lycæna argus* ; mais les autres Lépidoptères prêtent à des observations analogues, et il serait intéressant de noter les différences entre les espèces, quant à l'heure où elles prennent leur position de repos. Que cette heure dépende de la diminution progressive des excitations lumineuses, et tout d'abord les radiations violettes et

⁽¹⁾ Etienne RABAUD, La lumière et le comportement des organismes, *Bulletin biologique de France et de Belgique*, 1918

ultra-violettes, les plus réfrangibles du spectre, cela ne fait point doute, puisque, au moment où cette heure sonne, les autres excitants externes habituels restent comparables à eux-mêmes et l'activité générale règne encore sans modification appréciable.

Lorsque le changement des conditions habituelles résulte ainsi du cours normal des phénomènes, la prédominance des centres d'arrêt aboutit simplement au sommeil. Sauf exception, l'Arthropode garde contact immédiat avec son substrat, de sorte que l'excitation motrice qui vient des tarsi empêche l'abolition de la majeure partie de sa sensibilité générale. Survienne, à un moment quelconque, un changement accidentel, mais considérable, des conditions, l'immobilisation proprement dite s'ensuit. Qu'elle favorise l'individu, qu'elle lui nuise ou n'ait aucune importance, c'est alors pure affaire de chance ; l'un ou l'autre de ces résultats sera purement occasionnel, une conséquence accessoire ou sans portée d'un phénomène général. Notre erreur consiste à nous laisser influencer par l'interprétation que suggère une attitude, à rabaisser ce phénomène général de la vie des organismes au niveau d'une simple question de « défense » ou de « protection » comprise dans le sens le plus étroitement anthropomorphique.

Et ce phénomène général ne caractérise sans doute pas les seuls Arthropodes. Tous les animaux possèdent incontestablement des centres d'arrêt ; il ne font point doute chez les Vertébrés : l'*experimentum mirabile* de KIRCHER n'est autre chose qu'un réflexe inhibiteur des Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Batraciens. Si, chez eux, l'immobilisation semble liée à une position dans l'espace, cela provient, probablement, de ce que l'excitant périphérique qui provoque l'immobilisation expérimentale est inclus dans l'organisme et entre en jeu dans une position déterminée. Mais comment hésiter à penser que l'activité normale des Vertébrés et de l'ensemble des Invertébrés ne soit, elle aussi, dominée et désignée par les relations nécessaires et incessantes de l'organisme avec son milieu ?

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

[Les travaux consultés qui, ne m'ayant fourni aucun renseignement utile, ne sont pas cités dans le texte sont marqués d'un astérisque].

- * BARRET (O.-W.). — The Changa, or Mole Cricket (*Scaptericus didactylus* Latr. in Porto-Rico, *Porto-Rico Agr. exp. St. Bull.*, 1902.
- BERITOF. — Die tonische Innervation der Skelettmuskulatur und des Sympathicus, 1914.
- BOTAZZI (Filippo). — I. Les activités physiologiques fondamentales ; II. L'activité musculaire, *Scientia*, 1916.
- BROCHER (Frank). — La Nèpe cendrée, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1916.
- BROWN-SEQUARD (G.-E.). — Inhibition, *Dictionnaire de Dechambre*, 1899.
- BRULLÉ (Aug.). — *Histoire naturelle des Insectes Hyménoptères*, par A. Lepeletier de Saint-Fargeau, t. IV, 1846.
- CROS (Aug.). — Le *Meloë foveolatus*, *Bull. Soc. hist. nat. Afr. du Nord*, 1918.
- CUÉNOT (L.). — Les moyens de défense dans la série animale, *Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, Paris, 1891.
- CUÉNOT (L.). — Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1896.
- DARWIN (Ch.). — Essai posthume sur l'instinct (in *Evolution mentale des animaux*, de ROMANES, Paris, 1884).
- DU BUYSSON (R.). — Les Chrysidés, *Spéc. des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*, t. VI, Gray, 1891.
- DU PORTE (E.-M.). — The death feigning instinct, *The Canad. entom.*, 1917.
- FABRE (J.-H.). — *Souvenirs entomologiques*, 4^e édition, t. VII.
- FABRE (J.-H.). — La simulation de la mort, *Rev. des Quest. scient.*, 1898.
- FERTON (Ch.). — Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides, *Actes Soc. linnéenne de Bordeaux*, t. XLIV, 1891.
- FOUCHER (G.). — Etudes biologiques sur quelques Orthoptères, *Bull. Soc. nat. d'acclim. de France*, 1916.
- GARREY (Walter, E.). — Light and the muscle tonus of Insects. The heliotropic mechanism, *The journal of general physiology*, 1918.
- * GEE and LATHROP. — Death feigning of *Conotracheus nenuphar* HERBST., *Ann. Ent. Soc. of Amer.*, V, 1912.
- GEER (Ch. de). — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, t. IV, 1764.
- GIRARD (Maurice). — *Les Métamorphoses des Insectes*, Paris, 1879.
- * GIRAULT (A.-A.). — Fragments on North American Insects, *Entomological News*, XXIV, 1913.
- GROTE (A.-R.). — On Insects feigning Death, *The Canad. entom.*, 1888.
- GROTE (A.-R.). — Characters of protection on defence in insects, *The Canadian entomologist*, 1888.
- HAMILTON (John). — *Saperda fagi*, *S. concolor* and *Aphodius rufipes*, *The Canadian entomologist*, t. XX, 1888.

- HAMILTON (John). — Knowledge of Death in Insects, *The Canad. entom.*, 1888.
- HERRERA (Alfonso, L.). — La Noción del tiempo en los animales. El tiempo y la biología, *Memorias y revista de la Sociedad Científica « Antonio Alsate »*, t. VI, 1892.
- HERRERA (Alfonso, L.). — Medios de defensa en los animales, *Ibid*, 1893.
- HOLMES (S.-J.). — Death feigning in terrestrial Amphipods, *Biol. Bull.*, 1903.
- HOLMES (S.-J.). — Death feigning in Ranatra, *The journal of Comparative neurology and psychology*, t. XVI, 1906.
- HOLMES (S.-J.). — The instinct of feigning Death, *The popular science monthly*, 1908.
- HOLMES (S.-J.). — *Studies in animal Behavior*, Boston, 1917.
- JOHNSON and GIRAULT. — The Plum-curculio. Circ. 73. Bureau of entom. U.S. Dept. of agric., 1906.
- JUDD (Sylvester, D.). — The efficiency of some protective adaptations in securing Insects from Birds, *The Amer. nat.*, t. XXXIII, 1899.
- KIRLEY and SPENCE. — An introduction to Entomology, 7^e édit., 1856.
- LAPICQUE (L.). — Excitabilité des nerfs itératifs ; théorie de leur fonctionnement, *C. R. Acad. Sc.*, 1912, t. CLV.
- LAPICQUE (L.). — Définition expérimentale de l'excitabilité, *Soc. de Biol.*, 1909.
- LAPICQUE (L.). — Sur la constante du temps de l'excitabilité ou chronaxie, *Soc. de Biol.*, 1910.
- LEPELETIER DE SAINT-FARCEAU (A.). — Voir BRULLÉ.
- MANCINI (Ernesto). — L'arithmétique des animaux, *Revue scientifique*, 1904, t. I.
- MARCHAL (P.). — Insectes, *Dictionnaire de Physiologie de Richet*, 1919.
- MARCHAL (P.). — Sur le *Lygellus epilachnæ* GIARD (parasitisme, erreur de l'instinct ; évolution), *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1897.
- MEISSNER (Otto). — Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke *Dixippus morosus* Br., *Zeitsch. f. Wiss. Insekt. biol.*, 1909.
- MENDELSSOHN — Recherches sur les réflexes chez quelques Invertébrés. Contribution à la théorie générale des réflexes, *XIII^e Congrès Intern. de méd.*, Paris, 1900, sect. de Phys.
- NEWEL (W.). — Notes on the Rice weevil and its control, *Journ. Ec. entom.*, t. VI, 1913.
- PIÉRON (Henri). — L'immobilité protectrice chez les animaux, *Revue scientifique*, 1904, t. I.
- PIÉRON (H.). — L'autotomie volontaire des Décapodes. Quelques idées et quelques faits, *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1907, t. II.
- PIÉRON (H.). — Contribution à l'étude de l'immobilité protectrice : I. Sa polygénèse ; II. L'immobilisation volontaire, *Soc. de Biol.*, 1908.
- PIÉRON (H.). — Le rythme des attitudes mimétiques chez un Phasmide, le *Dixippus morosus*, *Bull. du Mus. d'Hist. nat*, 1910.
- PIÉRON (H.). — *Le problème physiologique du sommeil*, Paris, 1912.
- PIÉRON (H.). — Du mécanisme physiologique du tonus musculaire comme introduction à la théorie des contractures, *La Presse médicale*, 1918.
- PLATEAU (F.). — Un cas probable de Mimétisme défensif chez la Ranâtre, *Le Naturaliste*, 1900.
- POMPILIAN (M.). — Automatisme, période réfractaire et inhibition chez les Insectes, *XIII^e Congrès intern. de médecine*, Paris, 1900, sect. de phys.

- RABAUD (Etienne). — Le phénomène de la « simulation de la mort », *Soc. de biol.*, 1916.
- RABAUD (Et.). — Généralité du réflexe d'immobilisation chez les Arthropodes, *Ibid.*, 1916.
- RABAUD (Et.). — Nature et mécanisme de l'immobilisation réflexe des Arthropodes, *Ibid.*, 1916.
- RABAUD (Et.). — Immobilisation réflexe et immobilité simple chez les Arthropodes, *Ibid.*, 1916.
- RABAUD (Et.). — Sur quelques réflexes des Orthoptères acridiens, *Ibid.*, 1915.
- RABAUD (Et.). — L'immobilisation réflexe des Arthropodes par renversement simple, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1917.
- RABAUD (Et.). — Rôle de divers ganglions nerveux dans l'immobilisation réflexe, *Ibid.*, 1917.
- RABAUD (Et.). — La « simulation de la mort » chez les Vertébrés, *Ibid.*, 1916.
- RABAUD (Et.). — L'immobilisation réflexe des Arthropodes et des Vertébrés, *Rev. gén. des Sciences*, 1917.
- RABAUD (Et.). — La lumière et le comportement des organismes, *Bulletin biologique Fr. et Belg.*, 1918.
- * RICHTER (Ch.). — Catalepsie, *Dictionnaire de physiologie*.
- RICHTER (Ch.). — Contracture, *Ibid.*
- * RILEY (C.-F. Curtis). — Observations on the Ecology of Dragon Fly Nymphs, *Ann. entom. Soc. of Amer.*, t. V, 1912.
- ROMANES (G.-J.). — *L'évolution mentale chez les animaux*, Paris, 1884.
- SCHMIDT (Peter). — Katalepsie der Phasmiden, *Biolog. Centralbl.*, 1913.
- * SEVERIN (H.-H.-P. and H.-C.). — Habits of *Belostoma (Zaita) flumineum* SAY and *Nepa apiculata* UHLER, with observations on other closely related aquatic Hemiptera, *Journ. N.-Y. ent. Soc.*, t. XIX, 1911.
- * SLATER (C.-R.). — Simulation of Death by Coleoptera and Arachnida, *Sc. Soc.*, 1879.
- STECHE. — Die Färbung von *Dixippus morosus*, *Zool. Anz.*, 1911.
- TIRALA. — Erregung und Tonus bei den Krustaceen, *Morphol. Physiol. Gesellschaft*, 1914.
- TURNER (C.-H.). — Notes on the behavior of the Ant-lion with Emphasis on the Feeding Activities and Letisimulation, *Biological Bulletin*, 1915.
- WATTEBLÉ. — Sur le régime alimentaire de *Mantis religiosa* en captivité, *Feuille des jeunes naturalistes*, t. XIV, 1884.
- WEBSTER (F.-M.). — Insects feigning Death, *The Canad. entom.*, 1888.
- WEISS (Harry, B.). — Apperceptional expectancy as a factor in protective coloration, *The Canadian entomologist*, 1913.
- WEISS (H.-B.). — Notes on the Death feint of *Calandra oryzae*, *The Canadian entomologist*, 1913.
- WHEELER. — Vestigial instincts in Insects and other animals, *Ann. Journ. of Psych.*, t. XIX, 1908.
- WODSEDALEK (J.-E.). — Nat. Hist. and general behavior of the Ephemeridæ Nymphs *Heptagenia interpunctata* SAY, *Ann. ent. Soc. of Am.*, 1912.
- * WODSEDALEK (J.-E.). — Life History of Habits of *Trogoderma tarsale* MELSH, *Ibid.*, 1912.
-

Emile MAUPAS

EXPÉRIENCES SUR LA

REPRODUCTION ASEXUELLE

DES OLIGOCHÈTES ⁽¹⁾

INTRODUCTION

Sexualité ; Fécondation ; Multiplication.

La *sexualité* n'est pas un phénomène essentiel et primordial de la vie. Elle n'est qu'un accessoire et un auxiliaire de la fécondation, destiné à en faciliter et assurer l'accomplissement. Le dimorphisme sexuel, si profond et si varié dans ses manifestations psychiques, physiologiques et morphologiques, surtout chez l'homme et les animaux supérieurs, ne répond donc qu'à des besoins et des nécessités secondaires. Nous le savons par expérience et observation directes ; il est des êtres, comme les Infusoires, chez lesquels la fécondation se réalise dans toute sa complexité en l'absence complète de tous phénomènes sexuels. En résumé, la sexualité n'est qu'une adaptation biologique particulière et limitée, servant d'adjuvant à la fécondation.

En général nous accordons une importance exagérée aux phénomènes du sexe. La sexualité, en effet, joue un rôle si considérable dans la vie individuelle et sociale de l'homme, elle a pris chez lui et chez les animaux supérieurs avec lesquels il est le plus en contact, des développements si puissants et si frappants pour l'imagination, que nous sommes presque fatalement entraînés à grossir son importance outre mesure. Nous

⁽¹⁾ Voir *Bulletin Biologique*, t. 52.

sommes victimes d'une de ces superstitions ou erreurs anthropocentriques qui nous font juger et apprécier ses phénomènes au point de vue humain ; tandis que pour les bien comprendre il est nécessaire de les considérer sous toutes leurs formes et dans leurs rapports avec la biologie générale.

La *fécondation*, elle-même, ne répond nullement à un besoin universel et absolu de la vie. Beaucoup d'êtres vivent et se reproduisent sans que la fécondation intervienne dans leur existence. Certains même, d'origine gamogénétique indiscutable, peuvent se maintenir et se multiplier indéfiniment par agamogenèse. La karyogamie fécondatrice est donc un processus surajouté à la multiplication ; elle n'est qu'un cas particulier de cette propriété universelle de la matière vivante. Son rôle et sa signification ne sont pas encore complètement connus. Comme la sexualité, elle n'est évidemment qu'une adaptation spéciale et limitée.

La *multiplication* est au contraire une des grandes propriétés absolues et universelles de la substance vivante. Elle est la conséquence nécessaire de la nutrition et de l'accroissement, processus fondamentaux et essentiels de la vie. Considérée dans sa forme, la multiplication se ramène à de simples divisions binaires, ou bipartitions fissipares. La fissiparité binaire est en effet le mode unique et universel de multiplication reproductrice de la matière vivante. Toutes les autres formes en sont des cas modifiés sous lesquels il est toujours possible de retrouver le type primitif.

1. DERO FURCATA

Mes cultures de *Dero* et de *Naïs* semblent bien établir que ces animaux peuvent se multiplier indéfiniment par voie asexuée. A ce point de vue ils sont assimilables aux végétaux connus qui depuis des temps immémoriaux se reproduisent par boutures ou rejetons.

Ces faits, aujourd'hui assez nombreux démontrent que la distinction faite par Weismann entre les cellules germinatives *immortelles* et les cellules somatiques *mortelles*, n'a rien de fondamental et d'absolu.

Il y a simplement des cas différents et variables, résultats d'adaptations particulières. Beaucoup d'êtres vivants sont adaptés au retour cyclique de la gamogenèse et chez eux les cellules somatiques sont condamnées irrémissiblement à périr ; tandis que les cellules germinatives, rajeunies par la kayogamie fécondatrice maintiennent et perpétuent l'espèce. Elles ne deviennent immortelles que grâce au processus de la fécondation.

Le nombre des êtres adaptés à la vie sans gamogenèse est assez grand. Chez eux, les cellules somatiques sont immortelles par elles-mêmes et peuvent se reproduire à l'infini. Ces êtres peuvent appartenir à des groupes où la gamogenèse est absolument inconnue (champignons, bactériacées, etc.) ou bien, au contraire faire partie de groupes dans lesquels la gamogenèse est très répandue et de règle presque absolue (Végétaux, Dero, Naïs). Dans ce cas on doit même admettre pour quelques-uns de ces êtres (Dero, Naïs, Bananiers, etc.) qu'après avoir possédé la fécondation karyogamique, ils l'ont perdue entièrement ou partiellement.

On peut d'ailleurs trouver toutes les transitions entre l'agamie pure et la gamogenèse absolue, et le nombre des êtres chez lesquels les deux processus existent simultanément est assez grand.

La connaissance exacte des formes variables et multiples que revêtent les deux modes de génération est d'une extrême importance. C'est par elle seulement qu'on arrivera à saisir intégralement le véritable rôle et la signification de la sexualité et de la fécondation.

Mes expériences de régénération de tronçons de Dero ont donné des résultats absolument opposés avec la théorie de la continuité du plasma germinatif. Elles viennent à l'appui des objections tirées de la multiplication des végétaux par boutures, et sont d'ailleurs tout à fait analogues à ces dernières.

Expérience A. — Alger, octobre 1891.

J'isole un Dero provenant du ruisseau de Bab-el-Oued. Je le place entre deux lames de verre calées par de gros poils de brosse et lui donne du jaune d'œuf cuit et écrasé en nourriture.

Octobre (18-24°) Isolement (19-23°) bien portant.
 (20-24°) id. (21-23°) id. (22-24°) id.
 (23-24°) 2 individus (2^e génération).
 (24-25°) 3 individus (25-22°) id. (26-22°) id.
 (27-22°) 4 individus (3^e génération).
 (28-21°) 6 individus (29-21°) id. (30-21°) id.
 (31-20°) 9 individus (4^e génération).
 Novembre (1-19°) 12 individus (2 18°) id. (3-18°) id. (4-17°)
 14 ind.
 (5-18°) id. (6-18°) id.
 (7-19°) 16 ind. (5^e génération).

J'isole un de ces 16.

(8-20°) id. (9-20°) id. (10-19°) id. (11-19°) id.

[(¹) (20°) 12 nov. 6 ^e génération	(24°) 25	—	28 ^e	—
(20°) 19 novemb. 7 ^e	—	(26°) 28	—	29 ^e —
(20°) 24 — 8 ^e	—	(24°) 3	juin	30 ^e —
(18°) 29 — 9 ^e	—	(24°) 6	—	31 ^e —
(17°) 8 déc. 10 ^e	—	(24°) 9	—	32 ^e —
(17°) 14 — 11 ^e	—	(26°) 13	—	33 ^e —
(16°) 31 — 12 ^e	—	(26°) 16	—	34 ^e —
1892 :	(25°) 19	—	35 ^e	—
(16°) 12 janvier 13 ^e	—	(25°) 22	—	36 ^e —
(16°) 17 — 14 ^e	—	(25°) 26	—	37 ^e —
(15°) 30 — 15 ^e	—	(26°) 30	—	38 ^e —
(14°) 11 février 16 ^e	—	(26°) 5	juillet	39 ^e —
(18°) 28 — 17 ^e	—	(27°) 7	—	40 ^e —
(17°) 1 ^{er} mars 18 ^e	—	(28°) 11	—	41 ^e —
(19°) 14 — 19 ^e	—	(27°) 15	—	42 ^e —
(19°) 28 — 20 ^e	—	(27°) 19	—	43 ^e —
(18°) 7 avril 21 ^e	—	(26°) 22	—	44 ^e —
(20°) 15 — 22 ^e	—	(25°) 25	—	45 ^e —
(19°) 19 — 23 ^e	—	(26°) 28	—	46 ^e —
(20°) 28 — 24 ^e	—	(31°) 31	—	47 ^e —
(20°) 8 mai 25 ^e	—	(29°) 2	août	48 ^e —
(20°) 15 — 26 ^e	—	(26°) 5	—	49 ^e —
(21°) 20 — 27 ^e	—	(27°) 10	—	50 ^e génération

(¹) Les observations de MAUPAS sont continuées toutes sur le même plan. Nous les avons condensées dans la suite en ne donnant que la date, la température et le numéro de la génération.

(26°) 14	—	51 ^e génération	(26°) 2	juillet	89 ^e génération
(27°) 18	—	52 ^e	(28°) 6	—	90 ^e
(26°) 22	—	53 ^e	(27°) 10	—	91 ^e
(25°) 26	—	54 ^e	(26°) 19	—	92 ^e
(26°) 31	—	55 ^e	(25°) 31	—	93 ^e
(23°) 13 octobre	56 ^e	—	(26°) 9 août	94 ^e	—
(21°) 19	—	57 ^e	(26°) 15	—	95 ^e
(21°) 23	—	58 ^e	(26°) 19	—	96 ^e
(24°) 30	—	59 ^e	(27°) 25	—	97 ^e
(21°) 5 novemb.	60 ^e	—	(27°) 1 ^{er} sept.	98 ^e	—
(21°) 9	—	61 ^e	(26°) 4	—	99 ^e
(20°) 15	—	62 ^e	(28°) 9	—	100 ^e
(19°) 21	—	63 ^e	(28°) 13	—	101 ^e
(18°) 28	—	64 ^e	(27°) 18	—	102 ^e
(16°) 11 décemb.	65 ^e	—	(26°) 23	—	103 ^e
(16°) 28	—	66 ^e	(25°) 29	—	104 ^e
1893 :			(24°) 3 octobre	105 ^e	—
(17°) 12 janvier	67 ^e	—	(25°) 8	—	106 ^e
(15°) 1 ^{er} février	68 ^e	—	(25°) 13	—	107 ^e
(17°) 22	—	69 ^e	(23°) 16	—	108 ^e
(15°) 3 mars	70 ^e	—	(23°) 21	—	109 ^e
(19°) 18	—	71 ^e	(22°) 27	—	110 ^e
(20°) 30	—	72 ^e	(22°) 30	—	111 ^e
(19°) 5 avril	73 ^e	—	(22°) 3 nov.	112 ^e	—
(19°) 17	—	74 ^e	(22°) 7	—	113 ^e
(22°) 27	—	75 ^e	(20°) 12	—	114 ^e
(22°) 2 mai	76 ^e	—	(22°) 17	—	115 ^e
(22°) 7	—	77 ^e	(18°) 21	—	116 ^e
(22°) 12	—	78 ^e	(16°) 3 déc.	117 ^e	—
(23°) 18	—	79 ^e	(16°) 13	—	118 ^e
(22°) 25	—	80 ^e	(16°) 19	—	119 ^e
(23°) 2 juin	81 ^e	—	(16°) 28	—	120 ^e
(23°) 7	—	82 ^e	1894 :		
(24°) 11	—	83 ^e	(16°) 12 janv.	121 ^e	—
(28°) 14	—	84 ^e	(15°) 23	—	122 ^e
(27°) 16	—	85 ^e	(14°) 1 ^{er} février	123 ^e	—
(25°) 19	—	86 ^e	(16°) 21	—	124 ^e
(26°) 20	—	87 ^e	(17°) 1 ^{er} mars	125 ^e	—
(26°) 25	—	88 ^e	(17°) 6	—	126 ^e

(17°) 18	—	127 ^e	—	(22°) 29	—	139 ^e	—
(15°) 24	—	128 ^e	—	(22°) 3	juin	140 ^e	—
(17°) 2	avril	129 ^e	—	(24°) 6	—	141 ^e	—
(19°) 9	—	130 ^e	—	(22°) 10	—	142 ^e	—
(18°) 15	—	131 ^e	—	(22°) 19	—	143 ^e	—
(19°) 19	—	132 ^e	—	(23°) 22	—	144 ^e	—
(21°) 27	—	133 ^e	—	(24°) 25	—	145 ^e	—
(20°) 3	mai	134 ^e	—	(27°) 28	—	146 ^e	—
(21°) 9	—	135 ^e	—	(25°) 1 ^{er}	juillet	147 ^e	—
(21°) 14	—	136 ^e	—	(25°) 6	—	148 ^e	—
(21°) 18	—	137 ^e	—	(26°) 8	—	149 ^e	—
(21°) 22	—	138 ^e	—	(28°) 11	—	150 ^e	—

Expérience témoin. — Alger, septembre 1893.

Je viens de retrouver de nombreux Dero dans la vase recueillie dans l'oued Makcel (Bab-el-Oued) au même point où j'avais pris ceux de 1891.

J'isole un individu et le nourris avec du jaune d'œuf exactement dans les mêmes conditions que ceux de la vieille culture. Il s'agit de savoir si entre les Dero de cette dernière et ceux de la nouvelle il se montrera quelque différence.

(¹) [24 sept. Isolement.	(22°) 30 oct. 8 ^e génération.
(25°) 30 — 1 ^{re} génération.	(22°) 3 nov. 9 ^e —
(24°) 5 oct. 2 ^e —	(22°) 8 — 10 ^e —
(24°) 10 — 3 ^e —	(20°) 12 — 11 ^e —
(25°) 13 — 4 ^e —	(21°) 16 — 12 ^e —
(23°) 17 — 5 ^e —	(18°) 21 — 13 ^e —
(23°) 21 — 6 ^e —	(16°) 2 déc. 14 ^e —]
(22°) 26 — 7 ^e —	

J'arrête et abandonne cette culture à cette date. Les générations y ont marché avec une concordance absolument parfaite avec celles de la vieille culture datant déjà de deux ans. En effet sur cette culture le 24 septembre j'en étais arrivé à la 103^e génération et le 3 décembre j'ai obtenu la 117^e. Or 103 ôté de 117 reste 14 générations, comme sur la nouvelle culture. Les 14 générations des deux cultures ont marché avec un synchronisme parfait. Il est donc bien certain que la vitalité des animaux de la vieille culture n'avait éprouvé aucun affaiblisse-

(¹) Résumé.

ment, malgré leur captivité continue et la longue série de générations fissipares.

2. Naïs elinguis.

Alger, juillet 1889. J'isole un Naïs et lui donne en nourriture de la farine cuite à l'eau. Je le place sur une lame porte-objet en le recouvrant d'une lamelle mince couvre-objet soutenue par des poils de brosse.

(¹) [(27°) 12 juil. Début.	(23°) 13 juill. 26 ^e génération.
(28°) 19 juill. 1 ^{re} génération.	(25°) 19 — 27 ^e —
(28°) 22 — 2 ^e —	(22°) 23 — 28 ^e —
(29°) 24 — 3 ^e —	(22°) 26 — 29 ^e —
(27°) 27 — 4 ^e —	(25°) 1 ^{er} août 30 ^e —
(24°) 31 — 5 ^e —	(26°) 5 — 31 ^e —
(22°) 19 oct. 6 ^e —	(26°) 9 — 32 ^e —
(24°) 25 — 7 ^e —	(27°) 14 — 33 ^e —
(20°) 4 nov. 8 ^e —	(28°) 16 — 34 ^e —
(17°) 25 — 9 ^e —	(29°) 19 — 35 ^e —
(15°) 7 déc. 10 ^e —	(28°) 23 — 36 ^e —
(13°) 15 — 11 ^e —	(25°) 27 — 37 ^e —
(14°) 26 — 12 ^e —	(23°) 3 sept. 38 ^e —
1890	(24°) 11 — 39 ^e —
(17°) 27 janv. 13 ^e —	(24°) 16 — 40 ^e —
(16°) 17 fév. 14 ^e —	(25°) 20 — 41 ^e —
(19°) 12 mai 15 ^e —	(23°) 26 — 42 ^e —
(21°) 24 — 16 ^e —	(23°) 29 — 43 ^e —
(20°) 1 ^{er} juin 17 ^e —	(23°) 3 oct. 44 ^e —
(22 ^e) 6 — 18 ^e —	(23°) 10 — 45 ^e —
(23 ^e) 15 — 19 ^e —	(22°) 14 — 46 ^e —
(23°) 19 — 20 ^e —	(22°) 17 — 47 ^e —
(24°) 23 — 21 ^e —	(21°) 20 — 48 ^e —
(24°) 26 — 22 ^e —	(19°) 28 — 49 ^e —
(25°) 27 — 23 ^e —	(18°) 2 nov. 50 ^e —
(24°) 4 juill. 24 ^e —	(18°) 12 — 51 ^e —
(25°) 6 — 25 ^e —	(18°) 18 — 52 ^e —]

(¹) Résumé.

A partir du 22 novembre 1890, je n'ai plus enregistré quotidiennement la marche de cette culture. Je me suis contenté d'examiner les préparations deux ou trois fois par semaine, de les nettoyer et de renouveler la nourriture de temps à autre. Cette dernière n'a pas toujours été fournie en quantité suffisante ; de sorte qu'à plusieurs reprises les Naïs ont souffert de la disette et dans ces moments ne se sont accrus et multipliés que très lentement. Quoi qu'il en soit les générations agames se sont succédées sans interruption et sans que j'ai jamais vu apparaître un seul individu sexué sur les préparations.

[Cette culture est continuée et examinée d'une façon plus ou moins suivie jusqu'au 7 août 1894. Il n'est jamais apparu de formes sexuées dans cette longue expérience qui a duré plus de *cinq ans*].

Naïs elinguis. — *Recherche d'individus sexués dans les eaux des ruisseaux des environs d'Alger.*

4 octobre 1891. Fontaine avec bassin du ravin de la Pointe-pescade. Les Naïs y vivent au milieu de Spirogyres. Examiné 40 individus tous en active multiplication fissipare ; pas un seul sexué.

12 octobre 1891. Ruisseau de Bab-el-Oued. Nombreux individus vivant au milieu de Spirogyres, tous en multiplication fissipare ; pas de sexués.

Avril 1892. Au mois de février je rapportai du lac Gimbert (Maison carrée) des débris contenant le Naïs elinguis que j'installai dans une cuvette. Au mois d'avril j'ai trouvé dans cette cuvette de nombreux individus sexués.

3. *Pristina equiseta* Bourne.

Alger, 1889. Le 12 juillet j'isole une Pristine et lui donne de la farine cuite à l'eau.

(1) [(27°) 14 juill. 1 ^{re} génération.				(25°) 1 ^{er} juil. 24 ^e génération.			
(27°)	18 juill.	2 ^e	—	(25°)	5	—	25 ^e —
(28°)	22	— 3 ^e	—	(24°)	15	—	26 ^e —
(27°)	27	— 4 ^e	—	(25°)	19	—	27 ^e —
(24°)	30	— 5 ^e	—	(22°)	24	—	28 ^e —
(24°)	25 oct.	6 ^e	—	(22°)	26	—	29 ^e —
(20°)	5 nov.	7 ^e	—	(27°)	14 août	30 ^e	—
(18°)	18	— 8 ^e	—	(29°)	19	—	31 ^e —
(15°)	6 déc.	9 ^e	—	(29°)	25	—	32 ^e —
1890				(30°)	30	—	33 ^e —
(14°)	2 janv.	10 ^e	—	(24°)	11 sept.	34 ^e	—
(15°)	19	— 11 ^e	—	(24°)	15	—	35 ^e —
(14°)	12 fév.	12 ^e	—	(24°)	19	—	36 ^e —
(15°)	20 mars	13 ^e	—	(23°)	25	—	37 ^e —
(18°)	31	— 14 ^e	—	(24°)	29	—	38 ^e —
(18°)	1 ^{er} mai	15 et 16 ^e	—	(23°)	3 oct.	39 ^e	—
(20°)	13	— 17 ^e	—	(23°)	10	—	40 ^e —
(21°)	22	— 18 ^e	—	(22°)	17	—	41 ^e —
(20°)	31	— 19 ^e	—	(17°)	29	—	42 ^e —
(21°)	4 juin	20 ^e	—	(20°)	5 nov.	43 ^e	—
(23°)	15	— 21 ^e	—	(18°)	12	—	44 ^e —
(23°)	21	— 22 ^e	—	(16°)	22	—	45 ^e —]
(25°)	27	— 23 ^e	—				

A partir de cette dernière date, je n'ai plus tenu de journal régulier inscrivant les dates et les générations. Je me suis contenté de donner de la nourriture de temps en temps aux Pristines. Cette nourriture, depuis une année environ, se compose de jaune d'œuf qui est fort bien absorbé par tous les naïdiens. Au moins une fois par semaine j'ai examiné, avec soin, la culture sans y voir jamais un individu montrant la moindre trace d'un développement des organes sexuels. Les générations asexuées se sont continuées ainsi jusqu'au 1^{er} juin 1892 (c'est-à-dire pendant près de *trois ans*).

Quelque temps avant cette date j'avais introduit dans la culture le petit copépode nouveau (*Viguiarella*) que j'élève depuis janvier dernier. Je l'y avais ajouté afin de lui faire détruire un organisme unicellulaire qui depuis plusieurs mois a envahi mes

(1) Résumé.

cultures et fait périr les Pristines. Le petit crustacé a dévoré l'organisme unicellulaire et les Pristines sont redevenues très vigoureuses. Mais j'ai laissé le crustacé se développer en trop grand nombre de sorte qu'aujourd'hui, 5 juin, je ne retrouve plus une seule Pristine sur la préparation. Tout me fait croire, que gênés par l'agitation perpétuelle des crustacés, elles se seront enfuies hors de la préparation en se glissant sur le porte-objet humide.

4. *Aelosoma Ehrenbergii*.

Alger, 1889. Le 15 octobre j'isole un Aelosome et lui donne de la farine cuite à l'eau.

(¹) [(22°) 19 oct. 1 ^{re} génération.	(15°) 12 déc. 15 ^e génération.
(23°) 20 oct. 2 ^e —	(13°) 21 — 16 ^e —
(24°) 22 — 3 ^e —	(14°) 29 — 17 ^e —
(23°) 23 — 4 ^e —	1890
(23°) 24 — 5 ^e —	(15°) 7 janv. 18 ^e —
(²) (24°) 25 oct. 6 ^e —	(15°) 8 — 19 ^e —
(22°) 30 — 7 ^e —	(15°) 14 — 20 ^e —
(21°) 2 nov. 8 ^e —	(15°) 20 — 21 ^e —
(20°) 5 — 9 ^e —	(17°) 26 — 22 ^e —
(18°) 11 — 10 ^e —	(13°) 3 fév. 23 ^e —
(19°) 16 — 11 ^e —	(14°) 11 — 24 ^e —
(19°) 20 — 12 ^e —	(16°) 22 — 25 ^e —
(17°) 26 — 13 ^e —	(16°) 28 — 26 ^e —
(13°) 3 déc. 14 ^e —	(18°) 31 mars. Morts.]

5. *Chaetogaster vermicularis* = *C. diastrophus*

Alger, 1889. 5 mai. Depuis environ trois à quatre semaines je tenais sur une préparation en chambre humide les descendants

(¹) Résumé.

(²) Une seconde préparation a été conservée du 25 octobre au 20 décembre, sans y ajouter de nouvelle nourriture. Les Aelosomes ont, d'abord, cessé de se multiplier, puis ils se sont beaucoup amaigris. La grande majorité était encore très vivante lorsque j'ai supprimé la préparation.

de deux individus primitifs qui s'étaient multipliés au nombre de 18. Pendant cette première période, la nourriture leur avait été fournie avec peu de soin. Aujourd'hui j'isole un de ces individus composé d'une chaîne de quatre rejetons déjà nettement distincts ; le premier avec 4 groupes de soies, le second avec 3, le troisième avec 4 et le quatrième avec 3. Je lui donne en nourriture de petits Infusoires (*Cryptochilum*, *Glaucoma*). Ces isollements sont établis comme ceux des Infusoires et des Rotateurs entre porte et couvre-objet calé par de gros poils de brosse à dents.

(¹) [(19°) 9 mai. 1 ^{re} génération.	(24°) 23 — 23 ^e génération.
(20°) 13 mai. 2 ^e —	(25°) 26 — 24 ^e —
(21°) 16 — 3 ^e —	(24°) 27 — 25 ^e —
(21 ^e) 18 — 4 ^e —	(24°) 28 — 26 ^e —
(20°) 21 — 5 ^e —	(24°) 2 juil. 27 ^e —
(21°) 22 — 6 ^e —	(25°) 4 — 28 ^e —
(23°) 24 — 7 ^e —	(26°) 5 — 29 ^e —
(23°) 26 — 8 ^e —	(27°) 6 — 30 ^e —
(21) 28° — 9 ^e —	(25°) 7 — 31 ^e —
(22°) 30 — 10 ^e —	(25°) 9 — 32 ^e —
(24°) 1 ^{er} juin. 11 ^e génération.	(28°) 11 juil. 33 ^e —
(22°) 4 — 12 ^e —	(27°) 12 — 34 ^e —
(22°) 6 — 13 ^e —	(27°) 12 — 35 ^e —
(23°) 7 — 14 ^e —	(27°) 14 — 36 ^e —
(25°) 8 — 15 ^e —	(28°) 15 — 37 ^e —
(25°) 9 — 16 ^e —	(27°) 17 — 38 ^e —
(24°) 12 — 17 ^e —	(28°) 19 — 39 ^e —
(23°) 14 — 18 ^e —	(27°) 20 — 40 ^e —
(23°) 15 — 19 ^e —	(29°) 23 — 41 ^e —
(23°) 18 — 20 ^e —	(29°) 24 — 42 ^e —
(23°) 19 juin. 21 ^e génération.	(27°) 26 — 43 ^e —
(25°) 21 — 22 ^e —	(26°) 28 — supprimés.]

Alger, 1^{er} avril 1899.

M. CAULLERY et F. MESNIL
(Paris)

« XENOCOELOMA BRUMPTI » C. & M.

Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus* C.

Avec les planches I-IV et 20 fig. dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	162
I. HABITAT ET HÔTE	163
Le sablon de l'anse Saint-Martin.	
II. XENOCOELOMA. Etude <i>in vivo</i>	165
Observations antérieures. Déterminations générique et spécifique.	167
III. ÉTUDE DE XENOCOELOMA A SA FORME DÉFINITIVE	171
Examen général de l'organisation	171
Etude détaillée des divers organes : 1 ^o Tégument et paroi du corps. Musculature pariétale. — 2 ^o Paroi de la cavité axiale. Rapports de l'hôte et du parasite. Organe méandrique. — 3 ^o Appareil génital femelle : ovaire ; tubes de maturation des oocytes ; oviductes. — 4 ^o Appareil génital mâle : testicule et spermatogenèse ; vésicule séminale et spermiductes. — 5 ^o Atrium et région terminale. — 6 ^o Autres organes	176
IV. DÉVELOPPEMENT	203
1 ^o De l'œuf au Nauplius	203
2 ^o Phase de vie libre et pénétration dans l'hôte	211
3 ^o Stades parasitaires initiaux.	213
1 ^o Stade de pupe. — 2 ^o Etablissement des rapports définitifs avec l'hôte.	
4 ^o Croissance du parasite. Développement des testicules	224
V. CONCLUSIONS GÉNÉRALES. AFFINITÉS	231

INTRODUCTION

Les résultats consignés dans le présent Mémoire ont été déjà en grande partie annoncés par nous, sous une forme sommaire, dans des notes préliminaires ⁽¹⁾. Ils sont, à divers points de vue, d'un caractère assez exceptionnel pour qu'il nous semble nécessaire d'apporter un examen détaillé des faits. *Xenocaeloma brumpti* C. et M. offre, en effet, un type nouveau et imprévu de parasitisme parmi les Copépodes, et même parmi les animaux en général. Non seulement la déformation et la dégradation, ou mieux la spécialisation adaptative du parasite, sont parmi les plus marquées que l'on puisse citer, mais encore et surtout ses rapports avec l'hôte offrent des particularités uniques à notre connaissance. Le parasite emprunte, en effet, littéralement une partie des organes de son hôte en les incorporant à sa propre organisation de la façon la plus intime. L'intérêt de ce type nous paraît donc dépasser l'ensemble des Copépodes déjà si riche et si varié. C'est, dans une direction tout à fait différente, un exemple d'évolution aussi spécial et aussi inattendu que celui des *Monstrillidæ*, ou, en sortant du groupe des Copépodes, que celui des Rhizocéphales. Nous nous attachons donc à justifier, d'une façon précise, les conclusions auxquelles nous sommes arrivés.

Nous avons l'agréable devoir de remercier l'Association française pour l'Avancement des Sciences, qui nous a aidés dans la publication de ce travail par une subvention. Nous exprimons aussi notre gratitude à MM. P. JEANTET et L. BONDROIT, pour le concours qu'ils nous ont apporté dans l'exécution des photographies et des dessins qui accompagnent le présent mémoire.

(1) CAULLERY et MESNIL, Sur la structure d'un Copépode parasite (*Xenocaeloma brumpti*, n. g., n. sp.) et ses rapports avec son hôte (*Polycirrus arenivorus* CAULL.), *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXI, 1915, p. 709. — Nouvelles recherches sur *Xenocaeloma brumpti* C. et M., *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLII, 1917 pp. 169-178. — Phases parasitaires initiales du *Xenocaeloma brumpti*, etc., *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVII, 1918, p. 964.

I

Habitat et hôte. Le sablon de l'anse Saint-Martin

Xenocœloma a été trouvé par nous en septembre 1915, au cours de recherches sur les Annélides de l'anse Saint-Martin, près le cap de la Hague.

Dans le fond de cette anse, le rivage est formé par une digue naturelle de galets protégeant des prairies en contre-bas. Elle descend vers la mer, dessinant un arc général concave et formant un plan incliné, sans cesse remanié par les marées. Aux grandes marées, la haute mer atteint à peu près le sommet de cette digue, tandis qu'à basse mer le pied assèche sur une assez faible largeur. La région qui découvre ainsi est constituée en certains points par des rochers recouverts d'une abondante végétation d'algues. Dans la partie située immédiatement à l'Ouest de l'axe de l'anse, sur 200 ou 300 mètres de longueur au pied des galets, s'étend une bande de sable fin, à surface presque horizontale; aux plus fortes marées, elle assèche sur une cinquantaine de mètres de largeur. Entre les fonds généralement rocheux de l'anse, il y a d'autres plaques localisées de sable, mais qui ne découvrent jamais et que, par suite, nous n'avons pas pu explorer.

Ce sable, ou *sablon*, comme on l'appelle dans le pays, est très fin et très compact, d'une teinte grisâtre, riche en détritiques organiques et il a été, pour cette raison, longtemps exploité comme un engrais léger. Il renferme une faune assez riche, que nous avons étudiée à diverses reprises. Rappelons quelques-unes des espèces qui s'y trouvent, surtout parmi les Annélides. Ce sont, parmi les plus communes, d'abord, l'*Arenicola marina* L.; *Scoloplos mülleri* OERST. y est abondante et c'est dans cette localité qu'elle héberge l'Orthonectide décrit par nous sous le nom de *Stæcharthrum giardi* C. et M. ⁽¹⁾; elle est accompagnée de la grande *Aricia latreillei* Aud. Edw.; *Spio martinensis* MESN.

⁽¹⁾ CAULLERY et MESNIL, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVIII, 1898, p. 457 et 516. — Recherches sur les Orthonectides, *Arch. Anat. Microsc.*, t. IV, 1901, pp. 390-470.

nous a fourni, dans ce même sablon, un exemple de dimorphisme évolutif ⁽¹⁾.

Scoelepis fuliginosa CLAP. et *S. ciliata* KEF. se rencontrent dans la zone supérieure. Nous avons récolté également *Mage-lona papillicornis* F. MÜLLER. On rencontre communément plusieurs espèces de *Nephtys* L., des Clyméniens (*Clymene ærstedii* CLAP., *Leiochone clypeata* S. Jos.), un *Levinsenidae* (ou *Paraonidae*), décrit par nous sous le nom de *Levinsenia fulgens* LEV. ⁽²⁾.

Parmi les Annélides errantes, plusieurs Phyllodociens sont très communs. Nous y avons signalé l'*Exogone hebes* WEBSTER et BENEDICT ⁽³⁾, Syllidien adapté à la vie dans le sable et qui a l'allure raide d'un Nématode ; parmi les Hésioniens, *Ophiodromus flexuosus* CLAP. ; parmi les Sphérodoriens, un *Sphærodorum* (sensu LEVINSEN-FAUVEL) ; parmi les Polynoïdiens, *Sthenelais idunæ* RATHKE.

Ce sable renferme aussi des Crustacés, Amphipodes, Cumacés, *Corystes dentatus*, un Entéropneuste à gland extrêmement long, que nous avons rapporté à *Balanoglossus kovalevskii* ⁽⁴⁾, et dont nous avons jusqu'ici récolté cinq individus. Par contre, il ne nous a fourni ni Mollusques lamellibranches, ni Spatangues, ni Synaptes, que l'on aurait pu s'attendre à y rencontrer.

Aux Polychètes ci-dessus énumérés, il faut ajouter un *Polycirrus* qui est l'hôte de *Xenocœloma* et que l'un de nous a décrit sous le nom de *P. arenivorus* CAULL. ⁽⁵⁾. En bêchant le sable avec un fort déplantoir, on le reconnaît, dans les cassures des mottes, au chevelu de ses tentacules blanchâtres s'allongeant souvent à grandes distances. Lui-même occupe un tube assez net, tapissé de mucus, situé généralement entre 10 et 20 centi-

(1) MESNIL et CAULLERY, Un nouveau type de dimorphisme évolutif chez une Annélide Polychète (*Spio martinensis* MESN.), *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXV, 1917, p. 646.

(2) MESNIL et CAULLERY, Etudes de morphologie externe chez les Annélides. La famille nouvelle des Lévinvéniens, *Bull. Sc. France-Belgique*, t. XXXI, 1898, pp. 125-150.

(3) MESNIL et CAULLERY, Sur l'organisation et la biologie d'un Syllidien (*Exogone hebes* W. et B.), etc., *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLII, 1917, p. 126.

(4) CAULLERY et MESNIL, Sur un Entéropneuste (*Dolichoglossus kovalevskii* AG.), etc., *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLI, 1916, p. 125.

(5) CAULLERY, Sur les Térébelliens de la sous-famille des *Polycirridæ* MALMG., etc. II. *Polycirrus arenivorus* n. sp., *Bull. Soc. Zool. France*, t. XL, 1915, p. 239.

mètres de profondeur et à trajet gauche et irrégulier. La région céphalique et les dix premiers segments sétigères s'autotomisent avec une extrême facilité; la région suivante est d'une couleur jaune de miel; l'abdomen, long et incolore, se compose d'un nombre élevé de segments (pl. 1, fig. 1). Ce *Polycirrus* est tout à fait distinct de ceux des mares à *Lithothamnion* (*P. calicndrum*, *P. hæmatodes*) et a d'ailleurs un régime alimentaire tout à fait différent. Son intestin renferme toujours du sable, comme celui de la plupart des autres Annélides citées ci-dessus. Son habitat est nettement et uniquement le sable.

Polycirrus arenivorus est assez abondant dans le sablon, en face de l'extrémité est du groupe de roches appelées dans le pays le *Doué* et en s'éloignant de ce point dans la direction de l'est. Il ne remonte pas jusqu'au bord supérieur du sablon; on ne l'atteint guère qu'aux marées cotées 8 sur l'annuaire et aux marées plus fortes. La meilleure zone est à 30 ou 40 mètres de distance du contact entre le sable et les galets. Il n'est pas uniformément réparti, certains points en donnent nettement plus que d'autres. Dans les circonstances favorables, une marée permet d'en recueillir jusqu'à 40 à 50 exemplaires. C'est donc une Annélide qui n'est pas rare en ce point, mais dont l'habitat est étroitement localisé et la recherche assez difficile. Il n'est pas très aisé de compter exactement les exemplaires que l'on recueille, car beaucoup se brisent et l'on récolte plus de fragments que d'individus entiers.

II

Xenocoeloma. Etude « in vivo »

En septembre 1915, quelques *Polycirrus arenivorus* (dont l'existence nous avait jusque-là échappé, malgré de nombreuses explorations du sablon) furent recueillis par hasard, au cours de recherches faites pour trouver des *Ophiodromus flexuosus* CLAP. L'un de ces exemplaires portait un *Xenocoeloma* et ce fut le parasite qui attira l'attention sur l'hôte. Ce dernier fut dès lors systématiquement recherché. Le Copépode se présente, sur le vivant, comme une tige cylindrique, légèrement flexible, fixée latéralement à l'abdomen ou à la partie postérieure du tho-

rax du *Polycirrus*. A l'état adulte, il porte souvent deux longs cordons ovigères, sortant d'un même orifice et dont la teinte varie d'un blanc rosé au rouge vermillon dilué, suivant que les embryons sont à un stade initial ou avancé. Ces cordons suffisent à montrer qu'il s'agit d'un Copépode, ce que l'animal lui-même est loin de révéler. La photographie pl. I, fig. 1, représente un *Polycirrus arenivorus* porteur de deux parasites avec leurs cordons ovigères.

A l'état adulte, *Xenocœloma* atteint 5 à 6 millimètres de longueur sur 1,25 millimètre de diamètre; sa teinte dominante à l'œil nu est d'un brun rougeâtre qui transparait à travers le tégument. Observé à un faible grossissement, au microscope binoculaire, il montre que cette coloration est localisée dans les trois quarts proximaux; le quart distal est blanchâtre et translucide. L'animal est généralement turgescent, mais parfois on le voit flasque: un simple attouchement suffit alors pour le raidir en lui rendant sa turgescence. Cela implique une forte musculature pariétale et l'afflux ou la rétention de liquide à l'intérieur. En dehors de ces réactions exceptionnelles, l'animal montre une contractilité très nette.

A son extrémité proximale, au point d'insertion sur l'hôte, le Copépode présente, en général, un léger rétrécissement en une sorte de court pédicule et la région où commence ce rétrécissement montre souvent un bourrelet annulaire assez net.

La proportion des *Polycirrus* parasités nous a semblé pouvoir être évaluée globalement de 5 à 10 0/0. Mais d'une récolte journalière à l'autre, il y a de grandes variations; à certaines marées, le pourcentage a atteint et même dépassé 20 0/0. Le plus fréquemment il n'y a qu'un seul Copépode sur un *Polycirrus*, mais il n'est pas rare d'en trouver deux, quelquefois trois, quatre et même cinq, soit tous adultes, soit de tailles diverses.

Le point d'insertion du parasite sur l'hôte est variable. Nous n'en avons jamais rencontré dans la région antérieure autotomisable, ni sur les segments qui suivent immédiatement. Le plus grand nombre siègent sur la région dépourvue de soies capillaires, mais on en trouve aussi au niveau des anneaux pourvus de celles-ci. Ils sont fixés aussi bien à la face dorsale qu'à la face ventrale, plus fréquemment, semble-t-il, vers cette dernière (13 cas sur 18 examinés). Le plan de symétrie de *Xeno-*

cœloma, toutes les fois que nous l'avons examiné, était perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'Annélide. Les adultes sont beaucoup plus communs que les jeunes; nous reviendrons ultérieurement sur ce fait.

Si l'on observe, sur le vivant, au microscope binoculaire, la façon dont l'animal est fixé à son hôte, ce qui est facile grâce à la transparence des tissus, moyennant une légère compression, on ne constate aucun appareil spécial de fixation, aucun appendice, aucun prolongement ou racine dans l'hôte. Au contraire, on remarque une parfaite continuité entre le *Polycirrus* et le *Xenocœloma*. Il en est ainsi, en particulier, pour le tégument, qui se raccorde, sans aucune soudure visible, avec la paroi de l'Annélide et d'ailleurs ne montre aucune cuticule. On peut distinguer facilement, dans la région proximale du Copépode, une cavité axiale, qui communique avec le cœlome de l'Annélide. Le tube digestif de celle-ci vient parfois y faire légèrement hernie. Autour du point d'insertion du parasite, la paroi cutanée de l'hôte est parfaitement normale, sans aucune trace de réaction, ni aucun tissu ou appareil particulier. Nous avons déjà dit que les deux sacs ovigères sortent par un même orifice sensiblement terminal et qui, en leur absence, est difficile à voir, contracté qu'il est par la musculature qui le ferme.

*Observations antérieures. — Détermination générique
et spécifique*

Ainsi que nous l'avons dit en 1915, une espèce extrêmement voisine de celle qui est en question ici a été rencontrée et étudiée sommairement par E. BRUMPT ⁽¹⁾, qui lui avait donné le nom de *Saccopsis alleni* n. sp. Il en avait eu quelques spécimens, recueillis à Plymouth, sur des *Polycirrus aurantiacus* Gr., habitant des cavités de scories draguées sur les fonds du port.

BRUMPT a donné une description exacte de l'ensemble de l'anatomie, mais sans reconnaître ce que les rapports avec l'hôte ont de spécial. Il constate l'absence d'appendices, de bou-

⁽¹⁾ E. BRUMPT, Sur un Copépode nouveau (*Saccopsis alleni*, n. sp.), parasite de *Polycirrus aurantiacus*, C. R. Acad. Sc., t. CXXIV. 1897, pp. 1464-1467,

che et d'anus, la continuité des téguments de l'hôte et du parasite (il est impossible, dit-il, de séparer les épidermes), les rapports de position des plans de symétrie. Il a été frappé également par la hernie que fait souvent le tube digestif du *Polycirrus* dans la cavité centrale du Copépode.

Il n'y a aucun doute qu'il s'agisse d'une espèce extrêmement voisine de la nôtre ; il ne serait même pas impossible que ce fût la même. Nous avons cru cependant devoir considérer la nôtre comme distincte. D'abord parce que l'hôte est différent et, en général, il y a une spécificité étroite et réciproque entre hôte et parasite dans ces groupes, et, pour ces formes de parasitisme à adaptation très profonde. GIARD a insisté justement sur cette notion à propos des Epicarides. Les exceptions qu'on a signalées, les objections qu'on a faites au principe ne nous paraissent pas en affaiblir la portée. Pour être vraiment décisives, ces objections devraient être basées sur des contaminations expérimentales positives, ce qui n'a pas été fait et n'est d'ailleurs guère réalisable. Des parasites, paraissant identiques sur des espèces hôtes différentes, peuvent cependant être spécifiquement distincts. Le fait frappant que montrent nombre de types, c'est leur stricte localisation sur une espèce-hôte déterminée, à l'exclusion de toute contamination des espèces les plus proches.

Dans le cas présent, il nous a paru sage de nous en tenir à ce principe, jusqu'à preuve formelle du contraire. D'ailleurs les figures données par BRUMPT montrent son parasite trapu et ovoïde, plutôt que franchement cylindrique. De plus, l'habitat du *Polycirrus* de Plymouth est différent de celui du *P. arenivorus* à l'anse Saint-Martin. Ce n'est pas la vie en plein sable, compact, habitat si caractéristique.

Les deux espèces de Saint-Martin et de Plymouth appartiennent par contre incontestablement au même genre. Mais nous ne suivons pas BRUMPT dans son attribution de ces Copépodes au genre *Saccopsis* LEVINSSEN et nous avons créé un genre nouveau **Xenocœloma** ⁽¹⁾.

*
* *

(1) Ξένος étranger, κοίλωμα cavité ; en raison de la nature de la cavité axiale du Copépode ; v. *infra*, p. 172.

Le genre *Saccopsis* a été créé par LEVINSEN ⁽¹⁾ pour un parasite de *Terebellides strœmii* Sars du Groenland, déjà rencontré antérieurement par STEENSTRUP et LUTKEN, qui l'avaient rangé dans le genre *Herpyllobius*. Ce Copépode (fig. 1) se présente aussi comme un sac allongé, fixé par un pédicule court à la Térébelle et dépourvu de tout appendice. Mais la description de LEVINSEN et ses figures, que nous reproduisons ici, montrent et surtout laissent supposer des divergences considérables.

En ce qui concerne la fixation à l'hôte, LEVINSEN spécifie dans la diagnose latine que le parasite est *antice bullâ petiolata margine reflexo affixum* ⁽²⁾, ainsi d'ailleurs que l'indique la figure et le texte danois dit : « La question la plus importante au sujet de cette forme qui, comme les *Herpyllobiidæ*, est complètement apode et se termine par un col aminci en un bouton chitineux ⁽³⁾, est de savoir si elle présente aussi, cachée dans l'hôte, une portion molle, etc... ».

Plus loin l'auteur dit encore, à propos d'un des exemplaires : « La portion antérieure aboutit, par un col court et très mince, à un bouton de fixation qui a une portion recourbée et se montre antérieurement creusée ⁽⁴⁾. » Il y a donc, chez *Saccopsis*, un appareil de fixation chitineux qui éveille des compa-

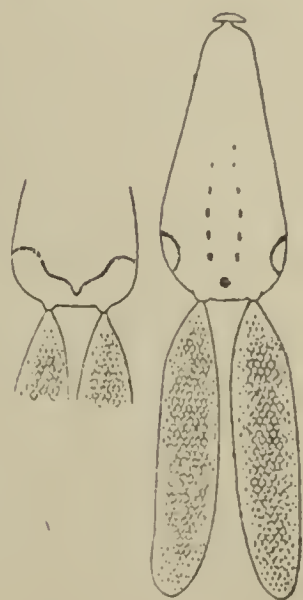


Fig. 1. — *Saccopsis terebellidis* (d'après LEVINSEN, l. c., planche VI, figures 21-22).

⁽¹⁾ LEVINSEN, Om nogle parasitiske krebsdyr der snylte hos Annelider, *Vidensk. Medd. Naturh. Foren.*, Copenhagen. 1877, p. 374 (24 du tirage à part, pl. VI, fig. 21-22).

⁽²⁾ Voici d'ailleurs cette diagnose latine complète :

Saccopsis terebellidis n. g., n. sp. — Corpus feminae sacciforme vel coniforme, haud annulatum, membrorum cujusve generis rudimentis destitutum, antice bullâ petiolatâ margine reflexo affixum, postice latitudine sensim accrescens et in parte posteriori tuberi duobus minutis instructum, saccos ovigeros gerentibus, inter quæ apertura rotunda (vulva ?) conspicitur. Sacci ovigeri, cylindrici, animali paulo longiores, latitudine dimidiam partem longitudinis corporis æquantes. Longit. sine sacc. ovig. 3,5 mm. ; latit. max. 1,75 mm. ; crassit. 1,25 mm. Mas ignotus.

Habit. ad Grœnlandian, parte anteriori, *Terebellidis Stromii* affixa.

⁽³⁾ Fortil gjennom en tynd Hals gaaer over i en Chitinknap eller chitinring.

⁽⁴⁾ Den forreste Deel gaaer gennem en meget tynd kort Hals over i en Hefteknep, der har en til bageboiet Deel og fortil viser sig fordybet.

raisons avec le genre *Herpyllobius*. Rien de semblable n'existe ici et cela doit correspondre à des différences anatomiques considérables. LEVINSSEN n'a fait d'ailleurs de son parasite qu'un examen purement extérieur.

La région postérieure montre aussi des différences, car les sacs ovigères de *Saccopsis* sont insérés directement à l'extérieur sur deux petits tubercules, dépourvus de cadre chitineux ⁽¹⁾ et hors de l'orifice médian que l'auteur interprète avec doute comme un pore génital. Chez les parasites des *Polycirrus*, au contraire, les sacs ovigères sortent tous deux de l'unique orifice médian postérieur et prennent leur insertion séparément dans une cavité interne particulière, que nous décrirons sous le nom d'atrium. Cette distinction, minime en apparence, correspond en réalité à des différences anatomiques considérables.

Ajoutons que *Saccopsis*, n'étant connu que par deux spécimens, aurait besoin d'être réétudié. Dans son beau mémoire sur les *Choniostomatidae*, H. J. HANSEN ⁽²⁾, discutant les données acquises sur les *Herpyllobiidae*, se demande si, en réalité, *Saccopsis* ne posséderait pas un appendice lamelliforme antérieur, inclus dans les tissus de l'hôte, à la façon des *Herpyllobius*, faute de quoi, dit-il, la nutrition de cet animal est difficile à comprendre. LEVINSSEN lui-même, à qui HANSEN avait soumis cette possibilité, en 1896, était disposé à l'admettre. Il n'y a aucun doute que rien de semblable n'existe chez notre Copépode et toute incertitude sur sa distinction générique avec le parasite du *Terebellides* doit être exclue.

Nous préciserons plus loin la diagnose générique de *Xenocœloma* où nous admettrons deux espèces :

1. *Xenocœloma allenii* BRUMPT, 1897, parasite de *Polycirrus aurantiacus* GR. (Plymouth).

2. *X. brumpti* CAULL. et MESN, 1915, parasite de *Polycirrus arenivorus* CAULL. (anse Saint-Martin).

*
* *

⁽¹⁾ In *Dyrets bageste Deel laa to smaa runde, ikke af nogen Chitinring støttede Ophoininger, hvorfra Æggesakken udgik*... L'absence d'un cadre chitineux autour des tubercules où s'insèrent les sacs ovigères est spécifiée par LEVINSSEN comme différence avec les *Herpyllobius*.

⁽²⁾ H. J. HANSEN, The *Choniostomatidae*, A family of Copepods, parasites on Crustacea malacostraca, Copenhagen, 1897, p. 16.

L'anatomie de l'adulte étant profondément modifiée. le développement devait présenter un intérêt particulier et nous avons fait, depuis 1915, des efforts répétés pour le connaître complètement. On verra dans quelle mesure nous avons réussi.

On peut délimiter de la façon suivante les phases par lesquelles passe l'individu :

1° L'embryogénie proprement dite, de l'œuf au stade *Nauplius* ;

2° La phase de vie libre, de l'éclosion du *Nauplius* à la pénétration dans l'hôte ;

3° La métamorphose en la forme parasite ;

4° La croissance de celle-ci jusqu'à l'état adulte et la différenciation des organes.

Nous commencerons par l'examen des faits relatif à cette dernière phase.

III

Etude de « *Xenocoeloma* », sous sa forme définitive

Nous ne nous bornerons pas, dans ce chapitre, à l'étude de l'état adulte proprement dit. Pendant toute la période de croissance, l'animal ne subit pas de transformations organiques fondamentales, mais seulement celles qui résultent de l'accroissement et de l'évolution de l'appareil génital. L'adulte mesure 5 à 6 millimètres de longueur ; or son organisation est réalisée, dans ses traits essentiels, sur des individus ne mesurant guère plus de 1 millimètre et les individus jeunes peuvent être plus commodes que les adultes pour l'étude de certaines particularités.

Examen général de l'organisation.

On pourra prendre une idée d'ensemble de l'organisation (fig. II, p. 173) par l'étude de *Xenocoeloma* vivants et surtout par celle d'individus fixés ⁽¹⁾, colorés *in toto* par une solution

(1) Nous avons toujours fixé les *Polycirrus* parasités par le liquide de BOUIN-DUBOSCQ [formol (sol. commerciale) : 50 cc. ; acide pierique : 4 gr. ; acide acétique cristallisable : 10 cc. ; alcool à 75° : 150 cc.].

faible de glychémalun, avec différenciation énergique par l'alcool acidifié à HCl. Ces exemplaires, montés dans le baume du Canada, donnent de bonnes images de la disposition des organes.

Le *tégument* ne présente aucun appendice, ni aucun ornement en saillie ; sa seule particularité est l'orifice situé à l'extrémité distale, par où sortent les sacs ovigères (pl. II, fig. 12). Il n'est revêtu d'aucune cuticule et nous verrons que l'épithélium qui le constitue appartient, en réalité, au *Polycirrus*. Il se montre d'ailleurs en parfaite continuité avec l'ectoderme de l'Annélide.

A l'intérieur de l'animal, on aperçoit une *cavité axiale*, *a*, plus ou moins vaste. Sur des exemplaires jeunes, elle en occupe la presque totalité (cf. fig. VIII), les tissus étant réduits à un manchon périphérique de faible épaisseur. Chez l'adulte, elle est beaucoup plus réduite. On la distingue nettement, à l'examen *in toto*, sur la moitié ou même les deux tiers proximaux de la longueur du *Xenocœloma* et nous dirons immédiatement qu'elle se prolonge plus bas par un tube très mince terminé en cæcum, autour duquel sont placés deux organes particuliers, décrits par nous sous les noms d'*organe méandrique* et d'*organe en rosette*.

La cavité axiale communique avec la cavité cœlomique de l'Annélide, soit largement, soit par un orifice plus ou moins rétréci, au point d'attache du parasite sur l'hôte, où se trouve comme une bague de serrage constituée par la musculature pariétale du *Polycirrus* (cf. pl. I, fig. 4, μ). Le revêtement qui tapisse la cavité axiale se montre, par l'examen *in toto*, en continuité avec celui du cœlome annélidien, et nous verrons, par l'étude de l'adulte et celle du développement, qu'effectivement il dérive de la somatopleure du *Polycirrus*. Cette cavité axiale est donc morphologiquement un diverticule du cœlome de l'hôte, s'étendant dans presque toute la masse du parasite, un cœlome qui n'appartient pas à ce dernier (d'où le nom de *Xenocœloma*).

Si l'on remarque donc que ni le tégument extérieur, ni le revêtement de la cavité axiale n'appartiennent au Copépode — comme il sera démontré plus loin — celui-ci est réduit en réalité à un manchon cylindrique clos à son extrémité distale ; il

forme comme un cylindre embouti entre l'ectoderme et l'endothélium péritonéal de l'Annélide.

Les organes propres au parasite se réduisent à peu près aux organes génitaux extrêmement développés.

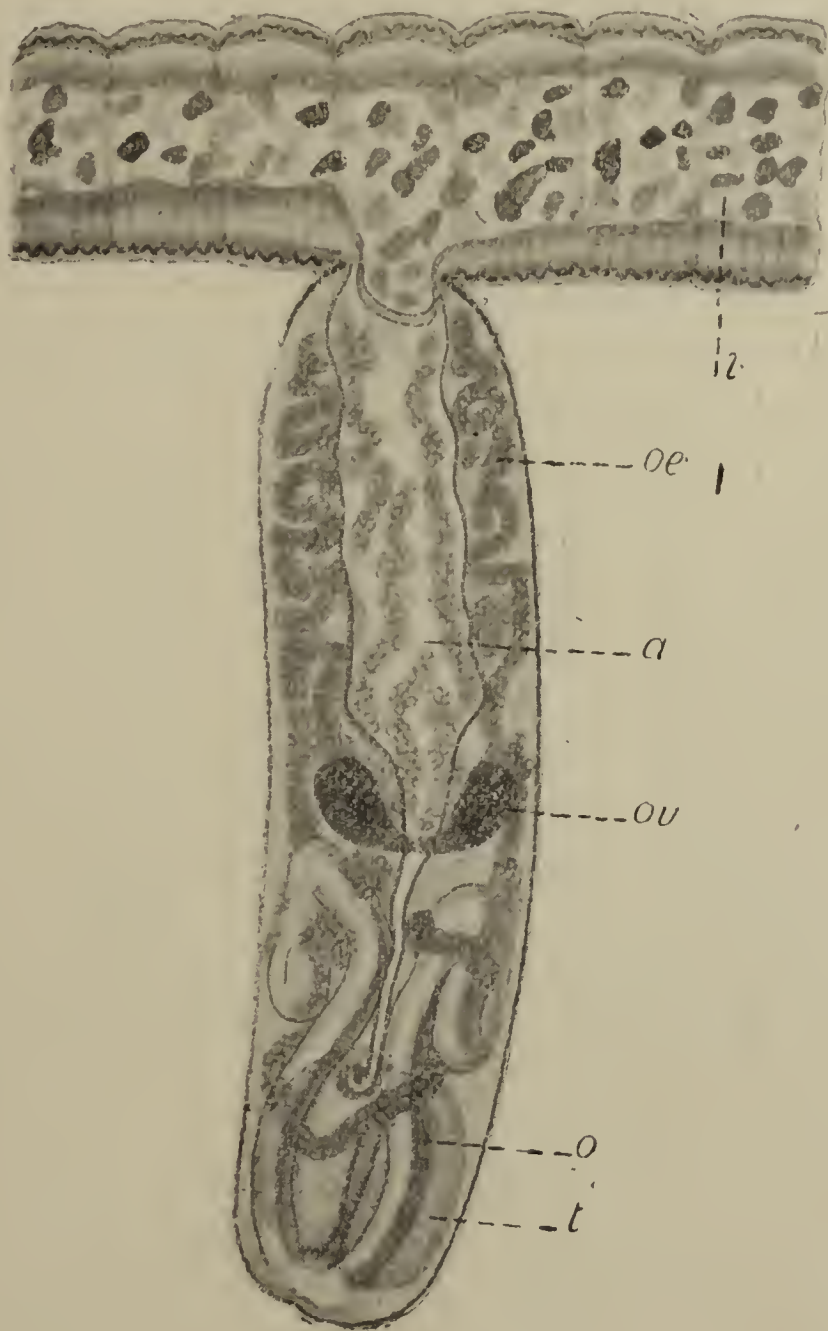


Fig. II. — *Xenocaeloma brumpti* et ses rapports avec l'hôte. G = 14. *i*, intestin de *Polycirrus* plein de sable et faisant une légère hernie dans le Crustacé; *a*, cavité axiale de *Xenocaeloma*; *ov*, ovaire; *æ*, cordons d'œufs en cours de maturation; *o*, oviducte; *t*, testicule.

On remarque d'abord l'*ovaire*, *ov*, formé d'une paire de lobes reliés par une portion médiane rétrécie, l'ensemble rappelant la forme d'une haltère; le pont médian peut d'ailleurs manquer complètement chez les adultes. L'ovaire, qui se colore avec une intensité beaucoup plus forte que le reste des organes, est

placé à peu près à l'extrémité du second tiers de la longueur de l'animal, à partir de son insertion sur l'hôte. Il peut nous servir de repère pour orienter l'animal, puisque, chez tous les Copépodes, il est dorsal. La face où il siège est donc la face dorsale ; son plan de symétrie est celui de l'animal. Le plan ainsi déterminé est perpendiculaire à la fois à l'axe longitudinal et au plan sagittal du *Polycirrus*. BRUMPT avait déjà correctement noté cette orientation respective du parasite et de l'hôte.

Dans le tiers inférieur du corps, on notera les organes suivants ;

1° Les organes *méandrique* et *en rosette* autour du prolongement inférieur ou distal de la cavité axiale : ils ne se distinguent que sur les coupes ;

2° Une paire de tubes symétriques bien délimités, à paroi épaisse, prenant bien les colorants. Chacun de ces tubes part de l'extrémité inférieure, monte latéralement jusqu'au niveau inférieur de l'ovaire, s'y recourbe pour redescendre vers le bas d'une longueur égale à environ la moitié de la branche montante, puis se réfléchit encore pour former une branche finale montante de longueur égale à la moitié de la branche descendante. Ces organes sont les *oviductes*, *o*, ou plus exactement la partie terminale de ces organes, qui est transformée en glandes cémentaires (*Kittdrüsen* des auteurs allemands) et qui sécrète la substance agglutinant, lors de la ponte, les œufs en cordons ovigères ;

3° Le tiers postérieur du Copépode est occupé surtout par trois vésicules : l'une axiale, les deux autres paires occupant les faces latérales et s'accolant sur la ligne médiane ventrale (fig. II, et pl. II, fig. 8). La vésicule axiale est la *vésicule séminale*, volumineuse, remplie, chez l'adulte, de très longs spermatozoïdes enroulés en pelotons serrés (fig. 11 et 12, pl. II). Elle est plus ou moins coiffée supérieurement par l'organe méandrique et l'organe en rosette qui, en tout cas, siègent contre sa face supérieure.

Les deux vésicules latérales sont les *testicules*, *t*, qui communiquent avec la vésicule séminale. Nous étudierons longuement ces organes et leur développement. Nous insistons dès à présent sur ce que leur existence a d'exceptionnel. Il n'y a encore aucun cas d'hermaphrodisme connu chez les Copépodes et, *a*

priori, les spermatozoïdes trouvés dans la vésicule séminale auraient pu provenir d'un mâle. Nous discuterons cette question plus loin. Sur le vivant, la vésicule séminale et les testicules ont une couleur blanchâtre et une semi-transparence.

La vésicule séminale se termine inférieurement en une paire d'entonnoirs progressivement rétrécis en deux tubes pleins de spermatozoïdes, qui, à leur extrémité, se réunissent à la terminaison des oviductes. Ce sont les spermiductes;

4° La partie tout à fait distale de *Xenocœloma*, où se terminent oviductes et spermiductes, est occupée par une cavité de forme compliquée, à paroi épaisse et massive, que nous appellerons l'*atrium* et qui s'ouvre au dehors par le pore terminal signalé plus haut et par où sortent les sacs ovigères. L'étude des coupes montre que ceux-ci s'insèrent au fond de l'*atrium*, à l'entrée des deux poches qui conduisent chacune à la terminaison commune d'un oviducte et d'un spermiducte ;

5° Les organes précédents sont les mieux définis. Sur un *Xenocœloma* jeune, mesurant de 1 à 2 millimètres, tout le reste de l'espace occupé par le parasite, entre l'ectoderme et l'endothélium péritonéal annélidiens, est rempli par un parenchyme assez compact, au sein duquel, toutefois, les coupes montrent des tubes très fins. Plus tard, ces tubes, α , sont extrêmement distendus par les oocytes qui les remplissent et y accomplissent toute leur croissance. Finalement ces tubes constituent la masse principale du parasite dans la région supérieure et compriment la cavité centrale. Ce sont eux surtout que l'on aperçoit à l'examen *in toto*, sur le vivant ou après fixation.

Ils constituent un système, qui se détache, de chaque côté, de la face externe et supérieure de l'ovaire. L'ovaire est seulement le lieu de formation et de multiplication des oogonies (fonctionnant comme tel pendant toute la vie de l'individu) et de différenciation des oocytes, qui vont ensuite mûrir dans les tubes ovariens, α . Ceux-ci sont une portion différenciée et extrêmement développée des oviductes. Nous les désignerons sous le nom de *tubes de maturation*. Leur disposition générale est plus facile à comprendre sur de jeunes individus où ils sont encore vides. On voit alors qu'en gros ils forment, au départ de l'ovaire, une branche transversale, d'où s'élèvent une série de tubes longitudinaux (une douzaine au moins),

occupant toute la région supraovarienne ; il y a aussi des branches descendantes et l'ensemble aboutit finalement, de chaque côté, à l'extrémité supérieure des glandes cémentaires définies plus haut, avec lesquelles ils s'abouchent directement. L'ensemble des tubes de maturation est donc, nous le répétons, une portion initiale très hypertrophiée et différenciée des oviductes. On sait ⁽¹⁾ que cette complication des oviductes — plus ou moins grande suivant les types — caractérise les Copépodes *Podoplea* ⁽²⁾, auxquels se rattache d'ailleurs la généralité des parasites.

6° L'organisation de *Xenocœloma* se réduit aux organes précédents, c'est-à-dire à peu près au système génital hypertrophié et différencié. Il n'y a ni tube digestif individualisé, ni bouche, ni anus. Nous verrons toutefois, par l'étude du développement, dans quelle mesure la cavité axiale peut représenter l'appareil intestinal du Copépode, tapissé, à la face interne et dans toute son étendue, par l'endothélium péritonéal de l'hôte.

Nous n'avons pas trouvé de traces indiscutables de système nerveux ni d'organes sensoriels, ni d'appareil circulatoire, ni d'appendices d'aucune sorte, buccaux ou ambulatoires.

On voit donc le degré intense de régression subie par ce Copépode, sous l'influence du parasitisme, en même temps qu'il acquérait des rapports spéciaux et uniques, à notre connaissance, avec son hôte.

Nous allons maintenant reprendre successivement et avec détail l'étude des divers organes.

*
* *

Etude détaillée des divers organes.

Cette étude a été faite entièrement sur des coupes longitudinales ou transversales de 6 μ d'épaisseur, colorées, tantôt à

⁽¹⁾ GIESBRECHT, Crustaceen in A. LANG. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie* etc., 2^e édition, 1913, p. 184.

⁽²⁾ GIESBRECHT partage les Copépodes en *Gymnoplea* (*Acartia*, *Calanus*, *Diaptomus*, etc.) dont l'abdomen est complètement dépourvu d'appendices et *Podoplea* (*Canthocamptus*, *Cyclops*, *Harpacticus*, etc...), où il y a une ou deux paires d'appendices abdominaux rudimentaires.

l'hématéine, tantôt à l'héματοxyline ferrique. Cette dernière coloration donne une différenciation très nette des tissus et différencie particulièrement certains d'entre eux comme les muscles.

On coupe le parasite avec la portion adjacente de l'Annélide, ce qui est indispensable pour l'étude de leurs rapports mutuels. Il faut naturellement, au préalable, dans la partie à couper, vider l'intestin du *Polycirrus* des grains de sable qui souvent l'obstruent entièrement. Cela se pratique assez aisément sur les pièces en cours d'inclusion, quand elles arrivent dans le xylène. Malheureusement on est souvent amené, dans cette opération, à dilacérer les tissus de l'Annélide. Les pièces de choix sont celles où, dans la région de fixation du parasite à l'hôte, le tube digestif de ce dernier est vide de sable. Nous avons eu recours aussi à quelques frottis, notamment pour l'étude des éléments sexuels.

1° Tégument et paroi du corps.

La paroi de *Xenocœloma* est constituée par un épithélium régulier et cylindrique, formé d'une seule couche de cellules, sous laquelle on trouve des fibres musculaires et du mésenchyme. Or l'épithélium appartient au *Polycirrus* et les muscles au Crustacé. *Xenocœloma* n'a donc pas de tégument véritable. Ce tégument a disparu. Tel est le gros paradoxe, qui s'impose pour les raisons suivantes :

Tout d'abord, il n'y a aucune cuticule chitineuse, comme on s'attendrait à en trouver une sur un ectoderme de Crustacé, surtout exposé au milieu extérieur. Les Lernéens, pourtant si déformés, ont une cuticule épaisse.

D'autre part, il y a une continuité absolue — signalée déjà par BRUMPT — entre l'épithélium recouvrant le Copépode et l'ectoderme de l'Annélide. Cela est particulièrement frappant sur des coupes longitudinales du parasite et de la partie de l'hôte où il s'insère. Il y a en même temps conformité absolue de structure.

C'est ce que montrent en premier lieu les noyaux des cellules.

Les noyaux des tissus somatiques du *Polycirrus* (ectoderme, endothélium péritonéal, leucocytes, épithélium intestinal) sont

d'une taille assez uniforme et montrent une structure également uniforme ; le nucléole y est relativement peu développé et par contre il y a un fin réseau de chromatine périphérique bien caractérisé. Au contraire, tous les tissus de *Xenocœloma* — sauf l'épithélium extérieur, l'endothélium recouvrant la cavité axiale et les cellules germinales — ont des noyaux montrant un nucléole massif, relativement gros et dépourvu de tout réseau chromatique périphérique. Le contraste est frappant sur les préparations ; principalement dans les coupes passant par la région de soudure du parasite à l'hôte, où les tissus de ce dernier sont inclus dans ceux du premier, on délimite aisément et avec une netteté parfaite, par le simple aspect des noyaux, ce qui appartient à l'un et à l'autre.

En outre, la taille définitive des noyaux, dans la généralité des tissus de *Xenocœloma*, n'est atteinte qu'à partir d'un stade assez avancé. Sur les stades jeunes, surtout sur les stades initiaux du parasitisme qui sont décrits plus loin, ces noyaux sont beaucoup plus petits, et la différence de taille s'ajoute à celle de structure pour accentuer le contraste entre les tissus de l'hôte et ceux du parasite ; sur ces jeunes *Xenocœloma*, l'épithélium extérieur a identiquement les caractères et les dimensions cellulaires de l'adulte et de l'ectoderme de l'Annélide.

De plus, — en empiétant sur ce qui est relatif aux stades initiaux du parasitisme, où l'attribution de l'épithélium extérieur à l'Annélide est pour ainsi dire évidente, — remarquons qu'au début de l'infestation par le parasite, l'ectoderme du *Polycirrus*, refoulé en une saillie qui se développe rapidement, doit proliférer ; effectivement, on y trouve, sans difficulté, de nombreuses cellules en caryocinèses. Or, ces cinèses (fig. III A) sont identiques à celles que l'on trouve — plus rarement — dans les autres tissus de l'Annélide, en particulier dans l'épithélium intestinal (fig. III B). Au contraire, sur les jeunes stades du parasite, les divisions des noyaux somatiques ont un aspect tout différent.

Il n'y a donc aucun doute possible sur l'attribution au Polycirrus de l'épithélium qui recouvre tout le parasite ; c'est l'ectoderme de l'Annélide.

Ce n'est pas cependant qu'il y ait identité absolue de l'épi-

thélium extérieur à la surface du *Polycirrus* et du *Xenocœloma*. Sur ce dernier, en effet, il est aminci et comme étiré et il n'a pas la richesse glandulaire qu'il possède sur l'Annélide. Mais ce n'est là qu'une différenciation locale, non une différence véritable.

Remarquons d'ailleurs que, même si les preuves d'ordre histologique n'étaient pas aussi formelles qu'elles le sont, il serait

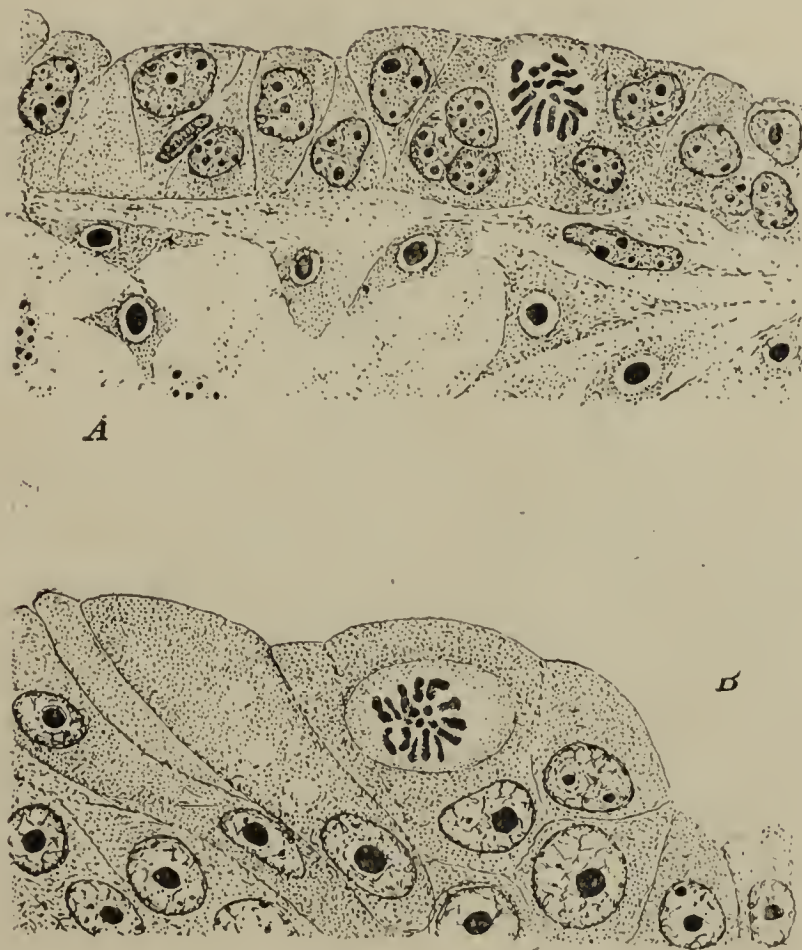


Fig. III. — A, fragment de coupe du tégument extérieur d'un jeune *Xenocœloma* ; B, fragment de coupe de l'épithélium intestinal du *Polycirrus*. Noter l'identité des mitoses dans les deux tissus, G = 1.500.

infiniment plus paradoxal d'expliquer la continuité parfaite entre les épithéliums recouvrant les deux organismes, en admettant que leurs deux téguments se sont soudés bout à bout pour réaliser la continuité observée.

L'ectoderme annélidien se poursuit jusqu'au bord interne de l'orifice terminal qui est percé à travers lui. Là, il cesse brusquement. La délimitation est parfaitement nette sur des coupes longitudinales passant par cet orifice et colorées simplement à l'hématéine ; l'épithélium de l'Annélide, dont les noyaux sont serrés et bien colorables, tranche en effet nettement par sa

teinte générale sur les tissus du Crustacé et en particulier sur ceux de l'atrium.

Il résulte de là, qu'en dépit des apparences, *Xenocoeloma* est un parasite interne, ne communiquant avec le dehors que par le pore atrial terminal.

La première conséquence que l'on s'attendrait à voir découler de la conclusion précédente est qu'au-dessous de l'ectoderme annélidien on devrait trouver celui du Crustacé, plus ou moins épais et recouvert de chitine. Or il n'en est rien, ce qui paraît aller à l'encontre de l'interprétation adoptée. Nous n'avons pas méconnu cette objection et n'avons été pleinement satisfaits qu'en constatant d'une façon indéniable la réalité de l'ectoderme du *Xenocoeloma* aux stades initiaux du parasitisme, où on le trouve avec une netteté indiscutable (cf. pl. III, fig. 17 et 20 e). Nous y reviendrons à propos de ces stades. Sur de jeunes individus (longueur 0 mm., 5), on constate encore, sous l'épithélium du *Polycirrus*, un alignement régulier et assez dense de noyaux du Crustacé (fig. III, A) ; sur des individus plus âgés, il en est de même à l'extrémité supérieure. Mais cet épithélium s'atrophie rapidement en ne proliférant pas. Ses cellules s'espacent et l'on ne voit plus, sur les coupes, qu'un noyau de place en place. Morphologiquement ces noyaux représentent toujours l'ectoderme originel. Mais nous doutons que celui-ci forme une paroi vraiment continue ; son épaisseur, en tout cas, est quasi-virtuelle.

Il n'est pas étonnant, dans ces conditions, qu'on ne trouve pas davantage de cuticule chitineuse. Elle ne pourrait être qu'une lamelle très mince se traduisant, sur les coupes, par une fine ligne anhyste, formant comme une basale à l'épithélium du *Polycirrus*. A certains endroits, nous avons bien cru apercevoir une formation de ce genre, sur une étendue plus ou moins considérable. Mais, dans la généralité des cas, malgré une recherche attentive, elle nous a échappé. Toutefois, sur des coupes tangentielles à la paroi du corps, on peut mettre en évidence une membrane anhyste, sur laquelle nous reviendrons à propos de la musculature (v. pl. IV, fig. 26).

En fait donc, le tégument épithélial du Crustacé a disparu en tant que couche continue délimitant et protégeant l'organisme.

Son rôle est à tous égards rempli par l'ectoderme de l'Annélide. Le parasite a emprunté cet organe à son hôte.

Musculature pariétale. — Elle forme, dans la généralité des groupes, le complément de la paroi et il faut l'étudier ici. On pourrait s'attendre à ce que la musculature pariétale de l'Annélide eût accompagné l'ectoderme pour recouvrir le *Xenocœloma*. Mais il n'en est rien. Les muscles de l'hôte et du parasite sont très aisés à distinguer, les premiers étant lisses et les seconds striés. Or, tous les muscles pariétaux du parasite sont striés et lui appartiennent donc bien en propre. Il n'y a aucune fibre

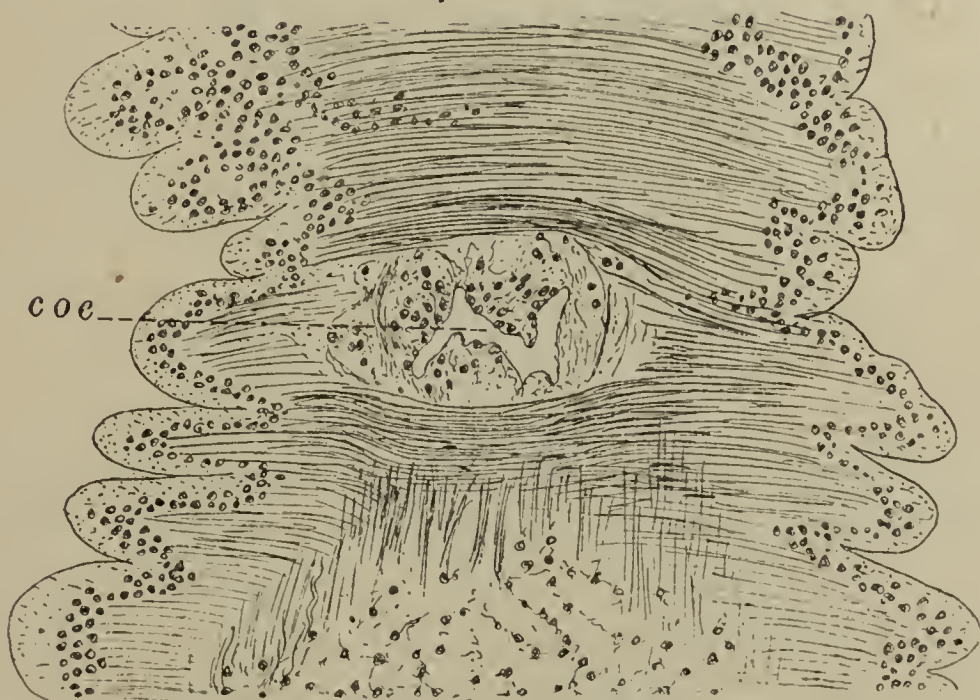


Fig. IV. — Coupe tangentielle à la surface du *Polycirrus*, dans la région d'insertion d'un *Xenocœloma*. On voit les muscles pariétaux, longitudinaux et circulaires écartés ; une perforation dans la paroi musculaire annélidienne donne ainsi passage à un diverticule du cœlome annélidien *cœ* tapissé par l'endothélium péritonéal. G = 125.

lisse. L'étude du développement explique aisément cette constatation. Sur l'adulte, on voit, par des coupes tangentielles à la région où le Crustacé s'insère sur l'hôte (fig. IV), que la paroi musculaire de l'Annélide est littéralement perforée, pour permettre la communication de la cavité cœlomique *cœ* avec la cavité axiale du parasite. Les coupes longitudinales de celui-ci montrent qu'aucune fibre musculaire de l'Annélide n'est déviée.

La musculature pariétale propre du Crustacé est très développée, comme on peut s'y attendre d'après l'observation *in vivo* qui montre une grande contractilité de l'animal. Elle ne forme

pas une couche compacte comme dans la paroi de l'Annélide. C'est un feutrage lâche de fibres longitudinales et circulaires, les premières étant les plus fortes. On distingue bien ces muscles et leurs attaches par des colorations à l'hématoxyline ferrique. Les fibres, plus ou moins longues, s'épanouissent souvent en éventail vers leur extrémité. Leur insertion serait évidemment très

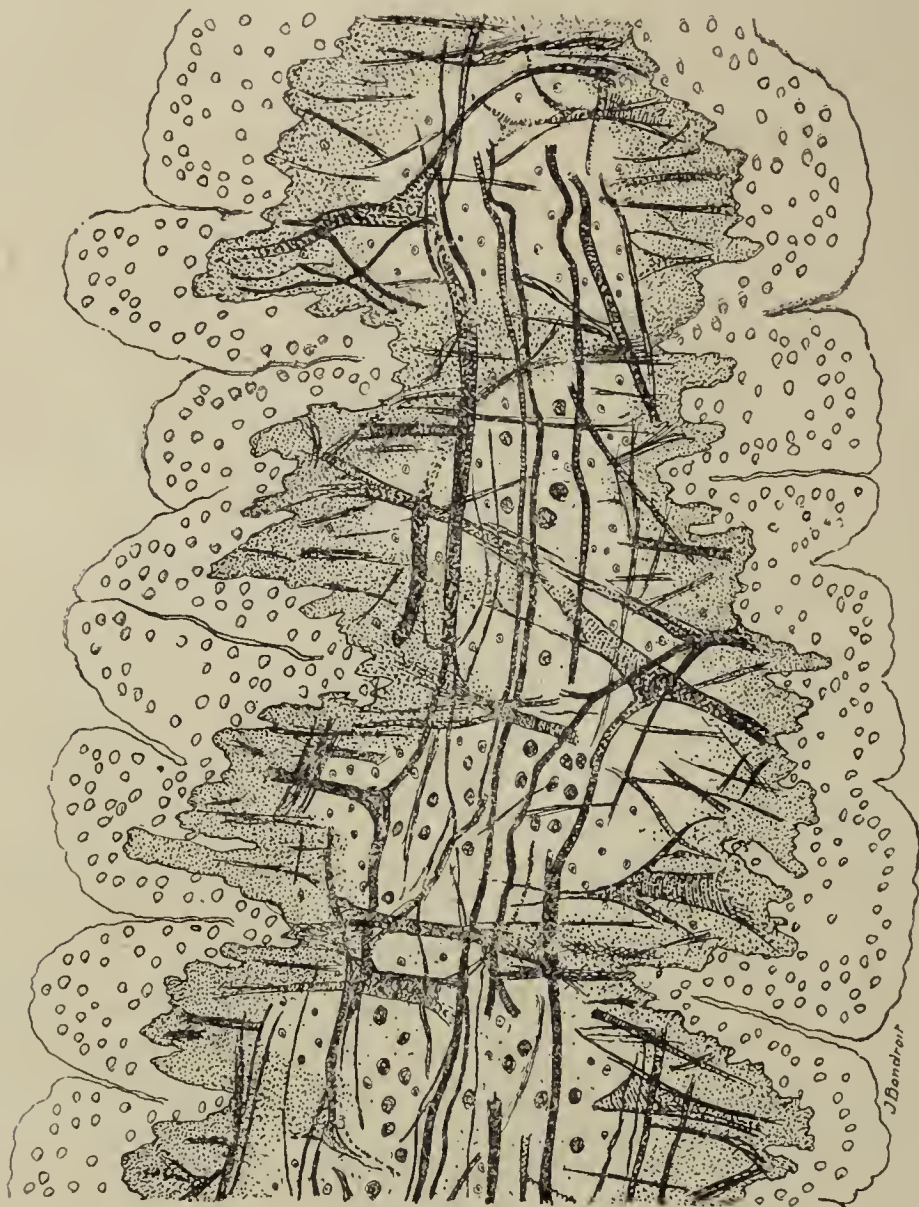


Fig. V. — Fragment de coupe longitudinale tangentielle d'un *Xenocæ-loma* ; sur les bords, l'ectoderme annélidien ; puis la basale anhyste, dans laquelle s'insèrent, à l'intérieur, les fibres musculaires striées du Crustacé (cf. pl. IV. fig. 26). G = 250.

intéressante à étudier. Elle doit représenter une modification d'un système de tonofibrilles venant prendre appui sur une cuticule chitineuse. Sur des coupes tangentielles convenablement colorées à l'hématoxyline ferrique (fig. V), on constate qu'elles viennent s'insérer sur une membrane anhyste, continue, accolée contre l'ectoderme annélidien. Ce peut très bien être là un

reste de la cuticule chitineuse primitive; mais elle est maintenant physiologiquement réduite à une simple basale de l'ectoderme. L'examen précis de ces rapports, dont nous apercevons tout l'intérêt dans le cas présent, aurait exigé une étude histologique spéciale que nous n'avons pas entreprise.

La musculature est très développée sur toute la surface du *Xenocœloma*, jusqu'au pourtour de l'orifice atrial, autour duquel on trouve des fibres annulaires et radiales.

Quel que soit le mode d'implantation des muscles pariétaux, ils font intimement corps avec l'ectoderme annélidien et le résultat paradoxal sur lequel nous insistons est la réalisation d'une *paroi nouvelle mixte dont l'ectoderme appartient à l'hôte et la musculature au parasite*. Ces deux éléments sont fondus en un ensemble parfaitement synergique. Le parasite s'est littéralement approprié l'ectoderme de son hôte et l'a incorporé à son propre organisme.

2° *Paroi de la cavité axiale.*

Elle a un caractère mixte, absolument parallèle à ce que nous venons de décrire et c'est pourquoi nous en abordons immédiatement la description.

Ici encore le simple aspect des tissus, sur la plupart des préparations, suffit à suggérer l'interprétation que nous avons annoncée plus haut : l'endothélium revêtant la cavité axiale est annélidien, c'est l'endothélium péritonéal du *Polycirrus*; les couches sous-jacentes appartiennent au Crustacé.

Les cellules de l'endothélium cavitaire sont identiques à celles du péritoine du *Polycirrus*. Les noyaux ont même taille, même réticulum périphérique fin et riche en chromatine, sans nucléole bien développé, tout cela les opposant aux tissus sous-jacents (cf. pl. I, fig. 5) dont les noyaux sont pourvus d'un gros nucléole et dépourvus de réseau chromatique. Sur l'adulte, on voit, sans difficulté, sur les coupes longitudinales et transversales, la continuité parfaite de cet endothélium dans le coelome de l'hôte et la cavité axiale du parasite. Les coupes perpendiculaires à l'axe du parasite, dans la partie où elles sont tangentiellles à l'Annélide, montrent que le *Xenocœloma* détermine une perforation dans la paroi musculaire, et, par cet

orifice, passe l'endothélium péritonéal. C'est ce que montre la figure IV, p. 181.

Il n'y a cependant pas identité absolue entre la somatopleure du *Polycirrus* et le revêtement de la cavité axiale du Crustacé. La première est un endothélium très mince, à noyaux espacés; au contraire, le même tissu dans le parasite est beaucoup plus riche en cellules, les noyaux sont beaucoup plus serrés. Cela indique une prolifération très intense.

L'aspect varie suivant les individus. Le plus souvent le revêtement de la cavité axiale se compose d'une seule couche de cellules, très régulières, toutes semblables, que l'action des fixateurs a parfois légèrement dissociées (pl. I, fig. 7). On en trouve même qui sont libres dans la cavité. Mais souvent aussi, et particulièrement dans la zone de contact avec l'Annélide, la prolifération de ce tissu a été plus intense et, sur les coupes, il offre plusieurs couches de noyaux superposées (pl. I, fig. 3 et 4). Quelquefois même (pl. I, fig. 6), cette prolifération a été assez considérable pour avoir rempli presque toute la cavité axiale.

Il ne s'agit donc pas d'une extension pure et simple de l'endothélium péritonéal annélidien, mais d'une réaction spécifique de ce tissu sous l'influence du parasite, se traduisant par une prolifération plus ou moins intense et rappelant par suite les phénomènes néoplasiques. Nous la rapprocherons, en particulier, des faits que nous-mêmes avons signalés chez les *Potamilla torelli* ⁽¹⁾ parasitées par une levure aciculiforme rappelant les *Monospora* et par un représentant des Haplosporidies.

Le revêtement de la cavité axiale du *Xenocœloma* par l'endothélium annélidien se poursuit jusque dans la partie rétrécie qui termine inférieurement cette cavité, à hauteur de l'organe méandrique (v. *infra*, p. 187 et fig. VI, a).

La délimitation du tissu péritonéal annélidien et des éléments appartenant au *Xenocœloma* est toujours très nette.

En arrière du premier, en effet, on constate toujours une ligne continue (pl. I, fig. 3, 4, 6, 7), souvent très marquée et derrière laquelle on aperçoit des noyaux assez régulièrement

⁽¹⁾ F. MESNIL et M. CAULLERY. Néoforations papillomateuses chez une Annélide (*Potamilla torelli*) *Bull. scientif. France-Belgique*, t. XLV, 1911, p. 89, pl. V et VI.

rangés, possédant, de la façon la plus évidente, les caractères déjà mis en lumière antérieurement : gros nucléole compact et absence de réseau chromatique. La fig. 5, pl. I, qui est une photographie à fort grossissement, montre l'opposition des deux tissus sans aucune hésitation possible, ainsi que leur ligne de séparation.

Dans les stades jeunes, cette séparation est encore plus visible ; elle est la section superficielle d'un épithélium bien continu et dense. On constate le fait sur la fig. 24, pl. III, relative à un individu qui mesurait 0 mm., 5 de longueur. Cette figure est celle d'une coupe prise dans la région du contact avec l'hôte.

La paroi proprement dite de la cavité axiale est donc formée par les tissus du Crustacé ; l'endothélium annélidien n'est qu'un revêtement interne. La paroi elle-même n'est pas constituée par une couche de cellules unique. Derrière l'épithélium qui la limite, se trouve en effet un tissu de remplissage assez dense, ainsi que le montrent surtout les stades jeunes ; c'est un tissu conjonctif ou mésenchyme.

De très bonne heure, les limites de ce tissu conjonctif et de l'épithélium deviennent indistinctes et l'ensemble se présente, sur les coupes, sous forme d'une couche épaisse, à disposition aréolée, des noyaux occupant les nœuds du système des aréoles. L'aspect varie assez notablement avec l'état des tubes où mûrissent les oocytes.

Au milieu de ce tissu aréolaire, courent des fibres musculaires striées qui, d'une manière générale, forment un réseau parallèle à la paroi de la cavité axiale. Le tissu aréolé lui-même se poursuit sur toute la longueur de cette cavité, jusqu'à hauteur de l'organe méandriforme, où on voit commencer sa différenciation. Les portions comprises entre les aréoles retiennent assez énergiquement l'hématoxyline ferrique.

Rapports de l'hôte et du parasite.

Ayant ainsi décrit, d'une part la paroi extérieure du parasite, de l'autre celle de sa cavité axiale, il nous sera facile de lire les préparations, coupes longitudinales ou transversales, montrant, de la façon la plus nette, l'absolue continuité et l'identité cytologique de l'ectoderme et de l'endothélium péri-

tonéal sur et dans le *Polycirrus* ou le *Xenocœloma*. La différence de structure des noyaux de ces tissus annéliens avec ceux du Crustacé est tout à fait frappante et permet de départager, d'une façon absolument sûre, les tissus de chacun des deux organismes.

Cela est particulièrement net dans la région où le parasite s'insère sur son hôte. Les coupes perpendiculaires à l'axe du *Xenocœloma* sont naturellement tangentielles au *Polycirrus*. En remontant graduellement la série à partir de l'extrémité distale, on voit l'ectoderme recouvrant le parasite se continuer par la paroi de l'Annélide, la cavité axiale, fermée et à section circulaire, déboucher largement dans le cœlome de celle-ci. A partir de ce moment, les tissus du Crustacé ne forment plus sur la coupe qu'un croissant de plus en plus ouvert et mince entre l'ectoderme et l'endothélium péritonéal de l'hôte. Dans ce croissant, tous les tissus ont les noyaux caractéristiques ; il est traversé en tous sens par des fibres musculaires striées, tandis qu'en dehors de lui on voit les fibres lisses des muscles de l'Annélide. Jusqu'à la dernière coupe, il est aisé de distinguer ce qui appartient à l'un et à l'autre organisme. Les photographies pl. I, fig. 3 et 4, représentent deux coupes correspondant aux remarques précédentes.

Nous ajouterons que, dans la zone d'insertion, les coupes ne montrent aucune différenciation, si légère soit-elle, qui rappelle, même de loin, des ébauches d'appendices ou de formations céphaliques ou buccales, ni d'appareil de fixation. Nous spécifions, en particulier, qu'il n'y a aucune trace d'une lame partant du corps du parasite et s'étendant sous la peau de l'hôte, comme dans le genre *Herpyllobius*.

Enfin, pour mémoire, nous rappellerons que l'orifice de communication de la cavité cœlomique de l'Annélide et de la cavité axiale de l'hôte est souvent fort large et que l'intestin du *Polycirrus* fait fréquemment dans la seconde une hernie qui peut obstruer plus ou moins complètement l'orifice ; c'est le cas dans la fig. II, p. 173. Cette hernie reste toujours légère. Elle n'intéresse d'ailleurs jamais que le très court segment d'intestin compris dans un segment entre deux dissépiments. Nous n'avons jamais constaté — contrairement à ce que laisse supposer la figure de BRUMPT, relative d'ailleurs à une espèce distincte, —

une véritable anse intestinale s'engageant dans le *Xenocœloma*.

Organe méandriforme (v. pl. II, fig. 13 et 16, *M*). — A un niveau qui correspond à peu près à l'ovaire, la cavité axiale se rétrécit souvent d'une façon très brusque et se prolonge par un diverticule extrêmement fin, terminé en cæcum (cf. fig. II, p. 173). Au niveau de ce rétrécissement, le tissu pariétal se modifie ; il perd son caractère vacuolaire et prend graduellement l'aspect d'un épithélium cylindrique très régulier et très serré. Dans sa partie distale, le canal central est entouré d'un certain nombre d'acini relativement volumineux, à haut épithélium cylindrique, serrés les uns contre les autres (fig. VI).



Fig. VI. — Organe méandriforme, coupe transversale ; au centre, le tube central *a*, prolongement de la cavité axiale, tapissé par l'endothélium péritonéal annélidien. $G = 300$. — A droite, la coupe d'un des acini, plus grossie. $G = 1150$.

C'est là évidemment un organe glandulaire ; en l'absence de données sur sa fonction et sur sa signification morphologique précise, nous lui avons donné le nom d'*organe méandriforme*, en raison de la disposition de ses parties. Il est placé à la hauteur des testicules et de la vésicule séminale et il descend parfois assez bas. On le trouve sur les individus les plus jeunes. Nous reviendrons, dans l'étude du développement, sur sa signification.

Le revêtement péritonéal annélidien s'engage profondément

dans le canal central *a*, mais ne pénètre jamais dans les acini latéraux.

Organe en rosette (v. pl. II, fig. 13, *R*). — Immédiatement au-dessus du groupe des acini que nous venons de décrire, entre eux et le plancher de la partie élargie de la cavité axiale, est placé un autre organe, qui forme comme une sorte de cravate circulaire (*R*, pl. II, fig. 13) autour du canal central décrit ci-dessus. Il est constitué par des cellules extrêmement allongées (fig. VII), à disposition radiaire, dont le cytoplasme finement granuleux retient assez énergiquement l'hématoxyline au fer.



Fig. VII. — Fragment de coupe de l'organe en rosette, montrant les divisions directes multiples des noyaux. G = 1.350.

Les noyaux sont situés dans la partie distale, élargie, de ces cellules et sont très particuliers. Ils offrent en effet toujours plusieurs grosses taches nucléolaires se colorant avec intensité ; ou plutôt le noyau se fragmente de bonne heure en une série de vacuoles nucléolées, qui restent plus ou moins contiguës. La fig. VII donne une idée de ces noyaux et, sur les individus jeunes (1-2 mm. de longueur), on assiste à la fragmentation du noyau primitif. L'ébauche de l'organe en rosette est présente sur les plus jeunes *Xenocœloma* que nous avons observés.

Nous n'avons aucune idée précise de la signification et du rôle de cet organe, en somme très développé, tout à fait constant dans son existence, sa position et ses rapports.

3° Appareil génital femelle.

Les ovaires, — dont l'ébauche existe aussi sur les plus jeunes stades rencontrés, — forment une bande transversale, qui se lobe de bonne heure en deux masses paires réunies par un isthme médian. Cet isthme peut d'ailleurs se résorber et, dans ce cas, il reste deux ovaires distincts. Ces ovaires, ainsi qu'il a été dit, sont un repère qui fixe la face dorsale du Copépode. Sur l'adulte, ils sont placés environ au début du tiers distal de la longueur. Ils prennent les colorants nucléaires avec intensité et on les délimite ainsi très facilement sur les préparations *in toto* très légèrement colorées (o, fig. II, p. 173).

L'ovaire est formé par un massif compact d'oogonies et d'oocytes serrés les uns contre les autres et de taille très uniforme. Leur diamètre est approximativement de 15 μ ; celui du noyau qui occupe la plus grosse part de la cellule est de 9-10 μ . Ce noyau est extrêmement riche en chromatine et permet de distinguer les oogonies des oocytes.

Les oogonies (pl. IV, fig. 27 b), en effet, qui occupent la partie médiane et le centre de l'organe, montrent un nombre extrêmement considérable de petits grains chromatiques; la membrane nucléaire est très fine, la forme générale du noyau assez irrégulière, parfois aplatie sur les préparations fixées. Le nucléole, dans ces éléments, est petit ou absent. Sur les très jeunes individus (moins de 1 mm. de diamètre), ce sont les seuls éléments que présentent les ovaires (pl. III, fig. 17, 18, g). On trouve parmi eux de fréquentes caryocinèses. Elles sont caractérisées par la largeur de la plaque équatoriale et le nombre élevé des chromosomes (40 à 50 environ), qui ont la forme de petites anses dont quelques-unes assez longues. Ces caryocinèses sont figurées en photographie (pl. I, fig. 7) et en dessin direct (pl. IV, fig. 28).

La multiplication de ces oogonies aboutit finalement à des oocytes. Le critérium distinctif de celles-ci et des premières nous paraît être dans la structure du noyau. Chez les oocytes (pl. IV, fig. 27 c), le nucléole prend immédiatement une importance plus considérable et la chromatine s'y concentre en grains cocciformes plus volumineux et plus nettement définis que la

poussière chromatique des noyaux des oogonies. Les grains en question sont très nombreux et très intensément colorables, nous évaluons leur nombre à une cinquantaine environ. Nous nous bornons à ces données, n'ayant pas eu l'intention de faire une étude cytologique détaillée de l'oogenèse.

A la périphérie de l'ovaire, on constate une membrane d'enveloppe formée de cellules à petits noyaux somatiques. Les ovaires continuent de produire des oogonies pendant toute la vie de l'individu, qui émet certainement une série de pontes. La production d'œufs est donc extrêmement considérable.

Les tubes de maturation des oocytes. — Les oocytes se détachent successivement de l'ovaire et vont accomplir leur croissance et leur maturation dans la partie initiale des oviductes, transformée ici en un vaste système de tubes s'étendant dans tout l'organisme du *Xenocaeloma* et qui représente, au point de vue de la masse, un de ses principaux éléments.

C'est aux angles latéro-supérieurs que l'ovaire se continue avec la partie initiale de ce système de tubes. Sur les coupes, surtout sur celles des individus jeunes où les oviductes n'ont pas été fonctionnels, ce raccord se voit très nettement ; l'épithélium très élevé de la paroi des oviductes se raccorde à la couche épithéliale qui limite extérieurement l'ovaire (pl. I, fig. 7, *t*).

Le détail des tubes où mûrissent les oocytes serait très long à reconstituer et n'a du reste pas un intérêt majeur. Il nous suffira de dire que le tube, qui se détache de chaque côté de l'ovaire, s'incurve bientôt pour devenir transversal et émet, dans cette portion, un système de tubes longitudinaux montant jusqu'à la région où le parasite s'insère sur l'hôte. On voit la coupe transversale de plusieurs de ces tubes dans cette partie, sur la photographie (pl. I, fig. 3. *t*). Il y a aussi des branches descendant vers la région distale. L'ensemble de ce système, qui est d'un seul tenant, aboutit finalement à un raccordement avec l'extrémité supérieure des oviductes proprement-dits ou glandes cémentaires (*Kittdrüsen*). Ce raccordement est évident sur les coupes.

Sur les jeunes individus, la section des tubes de maturation des oocytes est très étroite et tranche nettement sur le parenchyme environnant (fig. VIII, *t. m.*). Ils sont formés par un épithélium cylindrique régulier. On en compte de 10 à 20. A un

stade assez précoce, sur des exemplaires ne dépassant pas 2-3 mm. de longueur, les oocytes commencent à émigrer dans ces tubes, à un état où leur cytoplasme n'a pas encore élaboré de granulations vitellines. Ils grossissent, en distendant de plus en plus la paroi des tubes. Au moment de leur migration, les oocytes mesurent environ 22 μ de diamètre; leur cytoplasme est finement granuleux, le noyau présente une forme nucléolée et des grains chromatiques compacts au nombre de 40 environ. Sur des individus plus grands, l'aspect varie, suivant que



Fig. VIII. — Coupe transversale d'un jeune *Xenocaeloma*. *a*, cavité axiale, tapissée par l'endothélium péritonéal annélidien; *t. m.*, tubes de maturation des oocytes encore vides; ils sont noyés dans un parenchyme sillonné par des muscles. G = 155.

l'animal a été fixé à un moment plus ou moins voisin d'une ponte. On trouve toujours dans les tubes une génération d'oocytes d'âge très sensiblement uniforme et, intercalée entre eux (pl. IV, fig. 31) avec plus ou moins de régularité, une génération d'oocytes jeunes n'ayant pas encore différencié de vitellus. L'émission d'oocytes par l'ovaire semble continue et indéfinie. Mais la maturation se fait simultanément pour tout un lot d'ovules, les autres n'assimilant qu'après la ponte des premiers. Quand les tubes sont distendus par des oocytes mûrs (fig. IX), ils rem-

plissent l'espace situé entre le tégument et la cavité axiale et celle-ci est fortement refoulée, ne formant plus qu'une fente étroite ou une étoile à branches très fines.

Le vitellus se dépose sous forme de grosses sphérules retenant fortement la laque ferrugineuse. Le nucléole grossit fortement pendant toute la période de croissance de l'oocyte (pl. IV, fig. 32 *a*), puis, à la fin, se résorbe graduellement et finit par dispa-

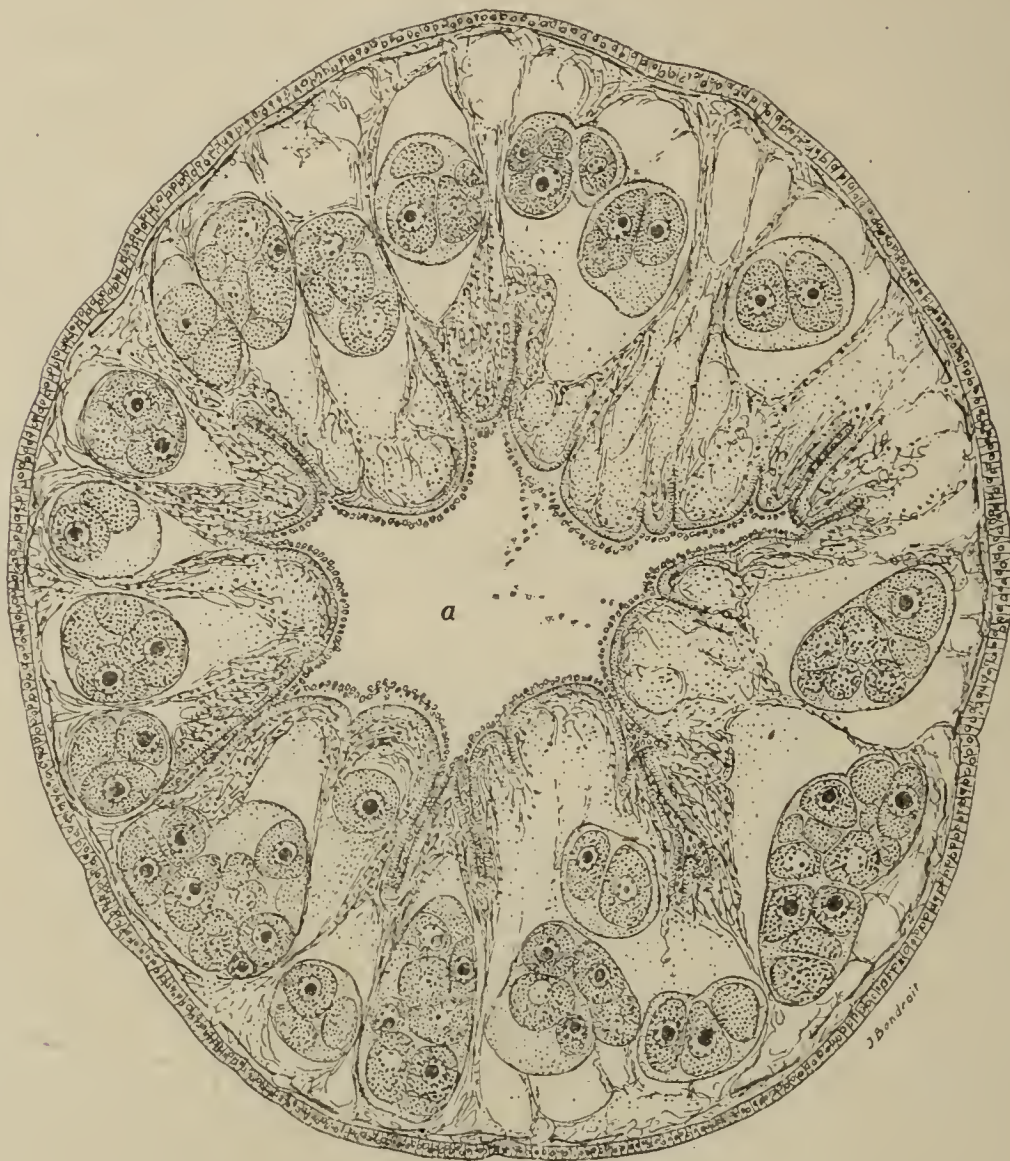


Fig. IX. — Coupe transversale d'un *Xenocaeloma* adulte, avec oocytes en voie de maturation ; *a*, cavité axiale tapissée par l'endothélium péritonéal annélidien. G = 120.

raître complètement (pl. IV, fig. 32 *b*). La chromatine, d'abord à l'état de gros grains compacts, passe par un état de réseau fin et serré, puis de minces bâtonnets. Aux stades qui précèdent la ponte, le noyau des oocytes commence la cinèse de formation du premier globule polaire et s'y arrête à la métaphase (plaque équatoriale) comme le représentent les fig. 31 et 32 *c*, pl. IV. C'est à cet état qu'a lieu la ponte, comme nous le verrons.

Oviductes proprement dits, ou glandes cémentaires (Kittdrüsen). — Le système de tubes de maturation s'abouche finalement de chaque côté sur l'extrémité de l'oviducte proprement dit, dont la structure est toute différente et dont la fig. II, p. 173, montre le trajet. Ces oviductes se différencient de très bonne heure. Ils sont bien constitués sur des individus qui ne dépassent pas 1 millimètre de longueur. Leur paroi est faite d'un épithélium épais extrêmement serré (fig. XIX o) ; les noyaux ont les mêmes caractères chromatiques que ceux des autres tissus. La lumière des oviductes est béante et s'élargit graduellement au cours du développement (pl. II, fig. 8 et 13, o). L'action des réactifs y coagule et y rétracte une substance sécrétée par la paroi (elle reste cependant à peu près régulièrement adhérente à celle-ci dans des matériaux fixés au liquide de Flemming). Des oviductes à structure semblable sont bien connus chez les Copépodes libres et parasites. Les auteurs allemands les appellent souvent *Kittdrüsen*, c'est-à-dire glandes cémentaires. Leur sécrétion est, en effet, la substance qui vraisemblablement, lors de la ponte, agglutine les œufs pour former les cordons ovigères. Par sa paroi épaisse et résistante, cette partie des voies efférentes femelles s'oppose complètement à la portion précédente, dont la paroi était fine et fort extensible. Cette différenciation correspond à la différence du rôle de ces deux régions ; la première est un appareil permettant la croissance des oocytes et l'assimilation s'y fait aisément à travers la paroi très mince, la seconde est en rapport avec l'évacuation des oocytes mûrs et leur enrobage dans la sécrétion protectrice des sacs ovigères.

Les oocytes ne séjournent pas dans les oviductes, mais doivent les parcourir très vite ; deux fois seulement, sur des individus dont l'un venait de pondre et l'autre allait sans doute le faire, nous avons trouvé un oocyte dans chaque oviducte aux extrémités distale et proximale. Le noyau de ces oocytes était à la métaphase de la première cinèse de maturation.

Chez d'autres Copépodes parasites, comme dans le genre *Lernanthropus* étudié par HEIDER ⁽¹⁾, le système des tubes de maturation paraît aboutir directement au voisinage de l'orifice géni-

(¹) K. HEIDER. Die Gattung *Lernanthropus*. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, t. II, 1879.

tal femelle et les glandes cémentaires forment alors une paire de diverticules en cul-de-sac que les oocytes ne traversent pas. Il y aurait donc, chez les Copépodes parasites, toute une évolution des voies efférentes femelles, depuis un oviducte simple et de structure uniforme, jusqu'à la disposition réalisée chez *Lernanthropus* en passant par celle de *Xenocœloma*.

4° Appareil génital mâle.

Il a déjà été décrit dans ses grandes lignes et ses rapports ; nous allons reprendre l'étude détaillée de chacune de ses parties, afin de ne laisser aucune ambiguïté, étant donné ce que l'existence de l'hermaphrodisme a de paradoxal chez un Copépode.

Testicules et spermatogenèse. — Il ne peut subsister aucun doute sur la nature même des testicules. Il y a en effet identité de structure entre les cellules qui les composent à l'état jeune et les éléments ovariens. Dans les deux cas, ce sont des cellules à noyau énorme par rapport à ceux de tous les autres tissus et dont la chromatine présente une richesse et une disposition identiques. Les photographies (pl. II, fig. 8 et 9) montrent la coupe de testicules de *Xenocœloma* adulte ; les cellules sont disposées, comme on voit, sur plusieurs couches et l'on y trouve de nombreuses caryocinèses entièrement semblables à celles de l'ovaire (cf. pl. IV, fig. 28 et fig. 29).

La surface même de l'organe est formée par une couche continue de petites cellules, dont les noyaux ont la structure habituelle des autres tissus (cf. pl. IV, fig. 29) ; ces éléments se retrouvent de place en place entre les cellules de la lignée sexuelle différenciée et rien n'empêche de supposer qu'à un moment donné ils ne puissent se différencier en spermatogonies.

Sur les individus jeunes (1 mm.-1 mm., 5), les spermatogonies sont disposées en une seule rangée (pl. II, fig. 15). Leurs cinèses (photo pl. II, fig. 16 et pl. IV, fig. 29) montrent un fuseau très large et un nombre élevé de chromosomes (environ 40) allongés. La comparaison des fig. 29 et 28, pl. IV, montre l'identité des cinèses des spermatogonies (fig. 29) et des oogonies (fig. 28). Dans beaucoup de spermatogonies à des stades plus avancés, la chromatine s'est condensée en grains plus gros et

fréquemment s'est particulièrement accumulée vers un pôle du noyau. Ce sont très vraisemblablement des stades de synapsis. Sur des plages étendues, les éléments cellulaires sont plus petits ainsi que les noyaux. C'est ce qu'on peut reconnaître sur la photographie pl. II, fig. 8, vers l'angle supérieur du testicule gauche (à droite sur la figure). Quand on étudie les cinèses dans des plages de ce genre (photo pl. I, fig. 10 et pl. IV, fig. 30), on constate que le fuseau est beaucoup plus étroit, les chromosomes sont ramassés en forme de cocci et semblent être au nombre approximatif de 20. C'est à ce nombre aussi qu'on arrive en comptant les grains de chromatine dans des cel-



Fig. X. — Trois spermatozoïdes extraits de la vésicule séminale, à très faible grossissement. G = 55.

lules de cette catégorie où le noyau est au repos (pl. IV, fig. 30). Il y a donc lieu de considérer ces plages et ces éléments comme représentant les spermatocytes et les divisions méiotiques et cela encore est une preuve décisive de la nature testiculaire des organes considérés. Nous n'avons pas fait une étude détaillée de la phase méiotique, malgré l'intérêt qu'elle aurait présenté; le nombre élevé des chromosomes rend d'ailleurs l'observation difficile.

Les spermatides ont un aspect caractéristique et qui frappe au premier examen. On voit, en effet, dans tous les testicules, des plages formées de cellules implantées dans la paroi et qui s'allongent jusqu'à une très grande taille. Le noyau siège vers le milieu de la longueur, est encore sphérique et de structure granuleuse serrée. Les photos (pl. II, fig. 8 et 9) permettent

de bien comprendre la forme et la disposition de ces éléments. Ils constituent un chevelu ondulant. On observe aisément tous les stades de l'allongement de ces spermatides à partir de l'état globuleux initial.

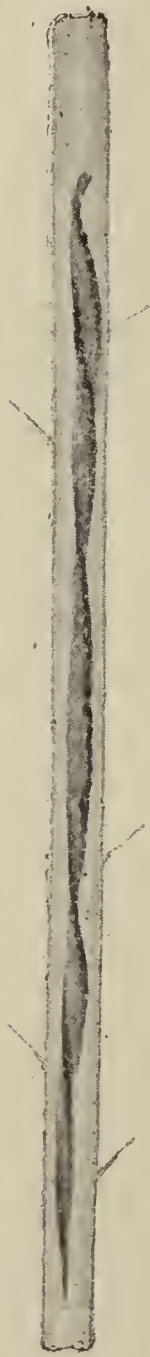


Fig. XI. — Région du spermatozoïde renfermant le noyau tordu en vrille. On aperçoit extérieurement les épines. $G = 3\ 500$ (la longueur du noyau est de $25\ \mu$).

Les spermatozoïdes complètement formés sont des filaments extraordinairement longs ($1\text{ mm.}, 5$ en moyenne), cylindriques (fig. X), très fins ($2\ \mu\ 5$, de diamètre), les extrémités sont en pointe très mousse.

Ces éléments sont complètement immobiles ; comme ils sont pelotonnés en paquets assez serrés, il est très difficile de les isoler et d'être sûr de leur intégrité. Dans les colorations au glychémalun, la masse du spermatozoïde reste sensiblement incolore ; seul le noyau prend la couleur et se présente comme un corps allongé, ayant environ $25\ \mu$ de longueur et $1\ \mu$ de diamètre et en forme de ruban tordu en spirale (fig. XI). La chromatine y est granuleuse et assez compacte. Par l'hématoxyline ferrique, tout le spermatozoïde retient la laque avec une extrême ténacité, ce qui y rend le noyau difficile à distinguer. La surface du spermatozoïde présente de place en place de petites épines, espacées plus ou moins régulièrement.

La transformation des spermatides en spermatozoïdes est extrêmement difficile à observer. Dans la plupart des individus, on ne la constate pas, et l'on ne trouve même pas de spermatozoïdes adultes dans la cavité testiculaire. Nous en avons rencontré toutefois, chez quelques individus, en grand nombre (pl. II, fig. 11) ou en nombre limité. Il est probable que la production des spermatozoïdes est très lente. Il y a, dans tous les cas, une corrélation parfaite entre l'état du testicule et le contenu de la vésicule séminale. Dans les jeunes individus où

les testicules ne présentent encore que des cellules germinales globuleuses, sans aucune spermatide allongée, la vésicule séminale est complètement vide de spermatozoïdes. Quand les spermatides allongées commencent à être nombreuses, on trouve quelques spermatozoïdes dans la vésicule séminale, dont la réplétion se fait ainsi progressivement. Sur les adultes, la vésicule est généralement pleine et distendue et les spermatozoïdes sont enroulés en pelotons, un peu comme du vermicelle (pl. II, fig. 12). On en trouve souvent quelques-uns dans les testicules, au voisinage immédiat de leurs orifices de communication avec les vésicules séminales. On ne se représente pas bien comment ces immenses filaments immobiles arrivent dans celles-ci en s'y pelotonnant en paquets.

Les spermatozoïdes de *Xenocæloma*, si aberrants qu'il soient, ne sont pas cependant sans analogues parmi les Copépodes. On en trouve d'une forme analogue chez un parasite de l'intestin des Moules, *Mytilicola intestinalis*, étudié par STEUER ⁽¹⁾, mais ils ne semblent pas, à beaucoup près, aussi longs que dans le cas actuel. L'immobilité de ces spermatozoïdes n'est pas non plus pour surprendre. Elle se retrouve en somme d'un façon très générale chez les Crustacés. Les spermatozoïdes des Décapodes sont connus pour leurs formes bizarres et paradoxales. On sait, notamment par les recherches de KOLTZOFF ⁽²⁾ que ce sont des sortes d'appareils rigides, d'où est mis en liberté, par une sorte d'explosion, le noyau et probablement une couche de cytoplasme l'enveloppant et c'est cette partie qui est le véritable spermatozoïde fécondateur. Il en est certainement de même ici, quoique nous n'ayons pas vu le processus s'accomplir; mais l'étude des œufs fécondés impose cette conclusion, et la structure que nous avons décrite pour le noyau évoque une mobilité éventuelle, à la façon d'un trypanosome, grâce à laquelle, vraisemblablement, se fait la pénétration dans l'oocyte.

Vésicule séminale et spermiductes. — La vésicule séminale est une grande poche piriforme placée dans l'axe de l'animal, entre les deux testicules (pl. II, fig. 11, V) et communiquant avec chacun de ceux-ci par un orifice situé sur les faces laté-

⁽¹⁾ STEUER, *Mytilicola intestinalis*. Arb. Zool. Inst. Wien., t. XV, 1905. V. fig. 60, pl. III.

⁽²⁾ KOLTZOFF. Arch. f. Mikr. Anat., t. LXVII, 1905.

rales et dans sa portion supérieure. Elle se termine inférieurement par deux entonnoirs, qui se rétrécissent en tubes et sont les spermiductes. Ce sont ceux que l'on voit, en S, dans les figures 8 et 12 (pl. II), en coupes transversales et longitudinales. Ils sont englobés dans un tissu conjonctif compact.

La paroi de la vésicule séminale est constituée par un épithélium cylindrique formé de cellules très petites, serrées les unes contre les autres et assez hautes. Les noyaux de ces cellules, eux-mêmes très petits, sont placés vers la base et forment une rangée régulière très dense ; ils présentent, comme les autres tissus, un nucléole important.

En dehors des spermatozoïdes qui la remplissent, il faut signaler dans la vésicule séminale une accumulation de petits noyaux sphériques nucléolés. Ces éléments se trouvent dans la vésicule, en amas, avant qu'il n'y ait de spermatozoïdes, et dès les premiers stades de la formation de la vésicule séminale elle-même. Plus tard ils sont disséminés entre les spermatozoïdes, au sein d'une substance granuleuse qui a été coagulée par les réactifs. Il ne nous paraît pas douteux que ces noyaux ne sont autre chose que ceux d'éléments desquamés de la paroi. Celle-ci semble subir, d'une façon continue, une sorte de fonte que l'on constate sur les préparations les mieux fixées. Les noyaux en question ne nous ont montré aucune transformation indiquant une évolution vers un autre état.

Il y a peu de chose à ajouter à ce qui a été dit précédemment sur les spermiductes. Ils sont plongés dans un tissu conjonctif serré chez l'adulte. Ils sont remplis de spermatozoïdes orientés suivant leur longueur comme le montrent les figures 8 et 12 pl. II. Ils viennent déboucher finalement au même point que l'extrémité des oviductes et nous allons étudier cette terminaison avec l'atrium.

5° *Atrium et région terminale.*

La région terminale de *Xenocœloma* a une structure très particulière ; elle est massive et constituée par un tissu très compact, d'aspect fibreux, qui remplit tout l'espace situé au-dessous des testicules et de la vésicule séminale. C'est au sein de ce tissu que cheminent les portions inférieures des spermi-

ductes et des oviductes. Ce tissu présente des noyaux ayant la structure maintes fois décrite et appartenant pour la plupart à des cellules allongées en fibres. Il y a aussi des éléments bourrés de granulations qui retiennent la laque ferrique (fig. XX, p. 228).

Le caractère épithélial du tissu bordant la cavité de l'atrium est rarement net chez l'adulte ; mais sur l'individu jeune, on reconnaît là, sans peine, un épithélium très allongé. Du côté de la cavité, cet épithélium se termine par une couche continue, anhycte, à bord irrégulier, que l'on peut interpréter comme une cuticule chitineuse, d'ailleurs extrêmement réduite.

Entre les cellules, et atteignant cette cuticule, cheminent de nombreuses et fortes fibres musculaires striées (fig. 12, pl. II), particulièrement des fibres radiales et transversales au voisinage de l'orifice extérieur, longitudinales ou sublongitudinales plus haut.

L'épithélium annélidien, qui recouvre toute la surface extérieure, s'arrête, de la façon la plus nette, au bord interne de l'orifice (fig. 12, pl. II). Cela se constate d'une manière frappante dans les coupes longitudinales colorées au glychémalun.

La forme de la cavité atriale et de ses dépendances est difficile à décrire avec exactitude. La cavité proprement dite se prolonge vers le haut en deux poches latérales et, autour des orifices de celles-ci, on constate toujours deux masses anhyctes, compactes, qui retiennent très fortement l'hématoxyline ferrique et se détachent ainsi comme deux taches noires (cf. fig. 12, pl. II). Nous ne sommes pas arrivés à une idée nette sur la signification de ces parties. Les orifices qu'elles entourent sont ceux par lesquels les œufs sont pondus. Peut-être sont-ce les homologues des cadres chitineux qui encerclent les papilles où s'insèrent les sacs ovigères chez les *Herpyllobius*.

Les poches latérales de l'atrium sont assez profondes et il y aboutit, de chaque côté, un faisceau musculaire puissant disposé longitudinalement. Chacune des poches se continue par un conduit court (fig. 12, pl. II) dont la paroi est à peine différenciée par rapport au tissu environnant. Il est généralement aplati et la lumière en est ainsi virtuelle. Ce conduit mène au confluent des oviductes et des spermiductes.

Les spermatozoïdes ne se rencontrent jamais plus bas que ce

confluent. Deux fois, nous avons trouvé un oocyte à la jonction de l'oviducte et du spermiducte ; le noyau était à la métaphase de la cinèse de formation du premier globule polaire. C'est à ce niveau que doit avoir lieu la fécondation, probablement pendant le passage de l'oocyte dans la partie qui va du confluent des voies mâles et femelles à l'atrium proprement dit.

Nous avons dit déjà que les sacs ovigères s'insèrent sur le fond de l'atrium, à l'origine des poches latérales que nous avons décrites. Il est hors de doute que la cavité atriale de *Xenocœloma* représente l'extrémité postérieure de l'abdomen du Copépode. Si on établit une comparaison avec *Saccopsis*, il faut remarquer que, chez ce dernier genre, les sacs ovigères s'insèrent sur deux saillies qui sont externes. Ici toute la région comprenant les points d'insertion de ces sacs est refoulée dans l'atrium et recouverte par l'ectoderme de l'Annélide. Elle est devenue interne. Cela constitue, au point de vue morphologique, une distinction très importante et suffirait, à soi seul, à caractériser le genre *Xenocœloma* par rapport au genre *Saccopsis* ; en réalité d'ailleurs cette différence particulière est en rapport avec des divergences probables dans toute l'organisation.

*
* *

Nous avons terminé ainsi l'étude de l'appareil génital de *Xenocœloma*. Son hermaphroditisme ne peut faire aucun doute.

Nous n'avons d'autre part trouvé aucune trace de mâles, ni de faits permettant d'attribuer aux spermatozoïdes une origine extérieure, en particulier aucune trace de spermatophores. Il ne saurait être question d'une fécondation antérieure à la fixation à l'hôte comme chez les Lernéens. On assiste, dans le parasite fixé, à la différenciation de la vésicule séminale et à son remplissage graduel par les spermatozoïdes. Nous avons eu entre les mains beaucoup plus de 100 *Xenocœloma* aux stades plus divers et les avons examinés avec grand soin, lors de la récolte à la mer. Beaucoup ont été coupés méthodiquement en séries. Nous croyons donc pouvoir conclure que, dans cette espèce, le mâle a disparu.

Si paradoxal que soit le fait, — par rapport aux autres Copé-

podes, — l'hermaphrodisme avec autofécondation s'est substitué à l'état unisexué. Mais il y a un lien évident entre cette transformation et l'ensemble de changements profonds qu'a subis l'animal dans son adaptation au parasitisme sur les *Polycirrus*.

6° Autres organes de « *Xenocœloma* »

Les organes étudiés ci-dessus sont les seuls qui soient bien individualisés. Que sont devenus les autres, en particulier le tube digestif et le système nerveux ?

En ce qui concerne le *tube digestif*, l'appareil buccal tout entier a certainement disparu. Peut-être l'intestin est-il représenté par le sac axial et ce serait son épithélium qui serait tapissé sur toute son étendue par l'endothélium péritonéal de l'hôte. Une pareille assimilation ne peut être faite que par l'étude du développement. Nous verrons ce que l'on a pu établir à cet égard. En tous cas, les rapports qui viennent d'être mentionnés à titre d'hypothèse seraient sans analogue connu dans le règne animal.

Pour ce qui est du *système nerveux*, malgré des recherches attentives et répétées, nous n'avons pu trouver aucuns vestiges de ganglions. Le système nerveux larvaire semble avoir complètement disparu, à moins toutefois que l'organe en rosette ne soit un centre nerveux.

Il est, d'autre part, une formation particulière à laquelle nous sommes tentés d'attribuer une signification nerveuse. Sur le vivant, au voisinage immédiat de l'insertion sur l'hôte, au niveau où est atteint le diamètre définitif du parasite, on observe fréquemment un bourrelet annulaire peu prononcé. Dans cette même région, — mais sans que nous puissions affirmer que cela corresponde réellement au bourrelet, — l'ectoderme annélidien montre toujours à sa face profonde des épaissements très marqués (v. photo fig. 3, n pl. I et fig. XII). Ces épaissements sont constitués par des plages de nature finement fibrillaire et on y découvre quelquefois des noyaux. A ces niveaux, les noyaux ectodermiques sont rejetés vers la périphérie. Il est très rare qu'une coupe soit orientée juste dans le plan d'ensemble de ces formations, qui dessinent sensiblement un anneau assez irrégulier.

lier ; de sorte que, dans la région considérée, chaque coupe en montre des fragments.

Ces différenciations, très constantes, ne sont certainement pas des accidents de préparation. L'aspect de l'ectoderme ainsi modifié rappelle fortement des formations nerveuses intra-épithéliales, comme on en trouve chez les Echinodermes, les Entéropneustes et même parfois chez les Annélides. Si leur



Fig. XII. — Différenciation nerveuse (?) formant épaissement à structure fibrillo-ponctuée de l'ectoderme annélidien extérieur. Dans les tissus sous-jacents du Crustacé, on distingue quelques fibres musculaires striées. $G = 1.150$.

interprétation comme telle est exacte, il resterait à déterminer si elles appartiennent à l'Annélide ou au parasite. Elles font corps avec l'ectoderme et elles sont nettement délimitées du côté du parasite ; elles offrent de ce côté parfois des prolongements en pointe qui pourraient être l'origine de filets nerveux. Contre elles, se trouvent des cellules appartenant incontestablement au parasite ainsi que le montre la figure XII.

Enfin on peut voir s'y insérer de fines fibres musculaires. Nous n'avons pu éclaircir davantage la nature de ces différen-

ciations. Nous croyons leur nature nerveuse très probable et nous penchons aussi à les attribuer à l'Annélide. Elles seraient une différenciation *in situ* de l'ectoderme et coordonneraient sans doute toute la sensibilité périphérique.

*
* *

En considérant l'ensemble de l'anatomie de *Xenocæлома*, telle qu'elle vient d'être décrite, nous voyons que ce Copépode a subi une régression dépassant tout ce qui a été signalé jusqu'ici dans ce groupe : ses organes propres, y compris son tégument, ont disparu ; il n'en reste guère que le système génital. Sa nutrition se fait évidemment par osmose, aux dépens du liquide cœlomique de l'hôte, c'est-à-dire aux dépens de substances complètement assimilées par lui, et cette osmose s'effectue à travers l'endothélium péritonéal annélidien par les couches pariétales de la cavité axiale. Celles-ci jouent le rôle d'appareil absorbant, auquel correspond peut-être leur structure aréolaire. Il est possible que cette partie dérive de l'intestin des formes ancestrales moins dégradées.

Au point de vue morphologique comme au point de vue physiologique, nous nous trouvons en présence d'une dégradation comparable à celle des Cestodes ou des Rhizocéphales. Pour interpréter morphologiquement un pareil organisme, il faut chercher si le développement ne permet pas de reconstituer quelques vestiges de l'organisation normale primitive.

IV

Développement

1° *De l'œuf au Nauplius*

Cette partie du développement est relativement facile à étudier, les œufs étant agglomérés dans deux longs cordons ovigères (pl. I, fig. 1). Dans une ponte donnée, ils sont tous au même stade, à d'infimes différences près. L'animal produit une

succession de pontes ; des générations d'oocytes jeunes, dans les tubes de maturation, sont prêts à remplacer la génération arrivant à maturité.

On trouve des sacs ovigères au printemps, en été et à l'automne ; la proportion des individus qui en portent paraît toutefois plus considérable en août et septembre. Mais la reproduction semble bien durer toute l'année, peut-être avec des variations dans la vitesse de l'évolution. Nous n'avons pas pu mesurer le temps qui s'écoule de la ponte à l'éclosion des Nauplius. Les observations partielles, faites sur certaines phases du cycle, nous conduisent à supposer que cette durée est courte, sans doute de l'ordre d'une à deux semaines. Il doit donc se produire en une saison une succession de pontes nombreuses. L'hiver les phénomènes doivent être très ralentis.

La couleur des sacs ovigères renseigne sur l'âge de la ponte. Les stades jeunes sont d'un gris clair rosé : cette couleur vire au brun rougeâtre quand on arrive au stade Nauplius. La taille des œufs mûrs est de 80 μ environ.

Fécondation. — Nous avons eu une ponte fixée à un stade avancé de la fécondation. Dans une partie des œufs, les deux pronucléi sont en train de se résoudre en chromosomes et sont encore distincts (pl. IV, fig. 33). Le nombre des masses de chromatine, de taille d'ailleurs très variable dans chaque pronucléus, est d'une quarantaine ; nous avons lieu de supposer que ce ne sont pas encore des chromosomes, mais que certains de ces corps s'uniront pour former des chromosomes. Dans d'autres œufs, les deux pronucléi ont fusionné et les chromosomes se montrent comme des corps en bâtonnets minces et assez allongés, de taille très uniforme, au nombre d'une quarantaine.

Tous ces œufs, revêtus d'une coque mince, montrent un globe polaire ; ce doit être le second ; on le retrouvera d'une façon constante tout le long du développement. La chromatine, très colorable, forme, dans les stades jeunes, un amas de grains distincts qui, ensuite, tendent à se condenser en une masse compacte.

La pénétration du spermatozoïde doit avoir lieu à l'arrivée de l'œuf dans le court canal où débouchent simultanément l'oviducte et le spermiducte. On ne trouve jamais à ce niveau les longs spermatozoïdes de la vésicule séminale et du sper-

miducte. Nous supposons que le spermatozoïde vraiment fonctionnel est constitué par le noyau, revêtu d'une mince couche de cytoplasme, qui doit se dégager de l'enveloppe.

Le cytoplasme de l'œuf contient un grand nombre de sphérules réfringentes assez volumineuses.

Segmentation. — Nous avons pu en suivre un certain nombre de phases initiales *in vivo*.

La première division isole, au pôle supérieur, une cellule relativement petite, dont le cytoplasme est finement granuleux et ne présente aucune des sphérules vitellines ; toutes celles-ci sont restées dans la grosse cellule. On trouve ensuite deux,



Fig. XII. — Trois stades (*in vivo*) de la segmentation de l'œuf de *Xenocœloma*. G = 350.

puis quatre cellules au pôle supérieur, ayant les mêmes caractères que la première formée. 12 à 18 heures après le stade 2, l'embryon montre toujours une grosse cellule unique renfermant toutes les sphères vitellines et surmontée par un groupe d'une dizaine de cellules petites et à cytoplasme finement granuleux (fig. XII).

Au bout de 36 heures, nous trouvons deux grosses cellules vitellines. Le pôle supérieur est constitué par un grand nombre de cellules petites, mais très distinctes.

Le 3^e jour, les deux grosses cellules sont à peu près complètement recouvertes par les petites suivant un processus épibolique.

Nous avons étudié un certain nombre de stades de ce développement sur des pontes fixées au liquide de Bouin, colorées au glychémalun très étendu et fortement différenciées ensuite à l'alcool chlorhydrique ; puis les œufs sont montés *in*

toto dans le baume du Canada. On obtient ainsi de très belles préparations ; l'étude des coupes fournirait certainement d'intéressants détails, notamment sur les mitoses. Le nombre des chromosomes dans celles-ci est de quarante environ (quarante-deux comptés sur l'œuf de la pl. IV, fig. 34).

1^{re} Phase. Stades 1-16. — Pendant toute cette première période, on n'a qu'une seule grosse cellule (*macromère M*), produisant successivement des micromères *m* et retenant, comme il a été dit plus haut, à son intérieur, tout le vitellus.

Les micromères, au fur et à mesure de leur formation, se divisent elles-mêmes, à leur tour, parallèlement aux divisions successives de la macromère ; les dernières micromères formées subissent toutefois un certain retard sur les premières.

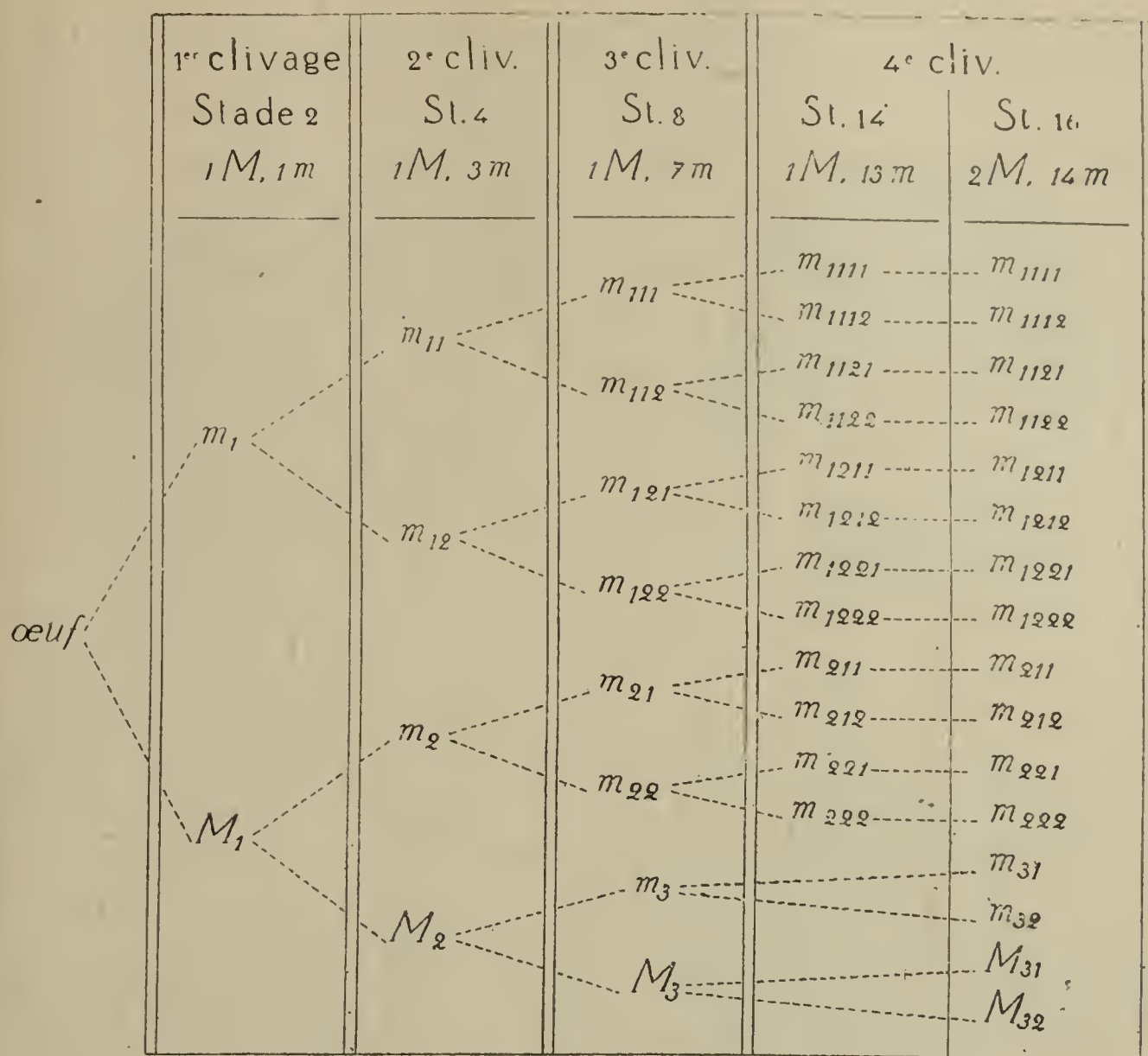
Dans toutes les divisions de la macromère *M*, la cinèse présente une particularité caractéristique, l'extrême inégalité des deux pôles. C'est essentiellement une série de mitoses *hétéropolaires*. A l'un des pôles (pl. IV, fig. 34) on observe une très grosse sphère attractive et des granules colorables comme le noyau. A l'autre pôle, qui correspond à la micromère en voie de production, la sphère attractive est réduite à un point.

Dans les micromères, les deux pôles des cinèses sont semblables entre eux.

Mc CLENDON ⁽¹⁾ a noté (p. 58) une hétéropolarité analogue, chez un autre Copépode parasite, *Læmargus muricatus* KRÖYER, au premier clivage de l'œuf, mais d'une façon bien moins accentuée.

La macromère reste unique jusqu'à un stade où l'on compte quatorze micromères. Elle se divise alors en deux macromères égales. Nous constatons en particulier cette division sur un œuf offrant douze micromères au repos et une dont le noyau est en division. D'après cela, c'est au stade 16 que se réalise l'état à deux macromères, c'est-à-dire au quatrième clivage : le troisième et quatrième clivages de la macromère semblent être un peu en retard sur ceux correspondants des premières micromères formées. La généalogie des cellules des quatre premiers clivages s'établirait conformément au tableau suivant :

⁽¹⁾ J.-F. Mc CLENDON. On the development of parasitic Copepods, *Biolog. Bulletin*, t. XI, 1907 et XII, 1908.



Nous avons observé l'hétéropolarité de la mitose de la macromère jusqu'au quatrième clivage compris (fig. XIII), c'est-à-dire à la formation des deux macromères, quoique, cette fois, la division donne deux cellules semblables entre elles.

A partir de ce moment, les macromères ne se divisent plus. Elles restent quelque temps distinctes, puis la cloison qui les séparait se résorbe et elles ne forment plus qu'une masse vitelline unique au centre de l'embryon, masse dans laquelle on observe leurs deux noyaux distincts; cet état persiste jusqu'à l'éclosion des Nauplius.

Le globule polaire se retrouve d'une manière constante pendant la segmentation, entre les micromères. Sur les stades avancés du développement, on observe assez fréquemment, dans la masse endodermique, à côté des deux noyaux des macromères, une masse chromatique qui semble être ce globule polaire qui aurait émigré à l'intérieur.

Du stade à seize cellules au stade Nauplius. — L'endoderme, comme il vient d'être dit, ne subit plus de modifications pendant



Fig. XIII. — Stade 16, passage de l'état à un macromère (fig. de gauche) à celui à deux macromères (fig. de droite). Noter, à gauche, l'hypertrophie de l'une des sphères attractives de la mitose de la macromère. Dans les deux œufs, on retrouve le deuxième globule polaire. $G = 540$.

cette période. Les micromères se multiplient et entourent complètement les macromères. Le détail de ce processus n'a pas été suivi. Bornons-nous à la description de quelques stades.

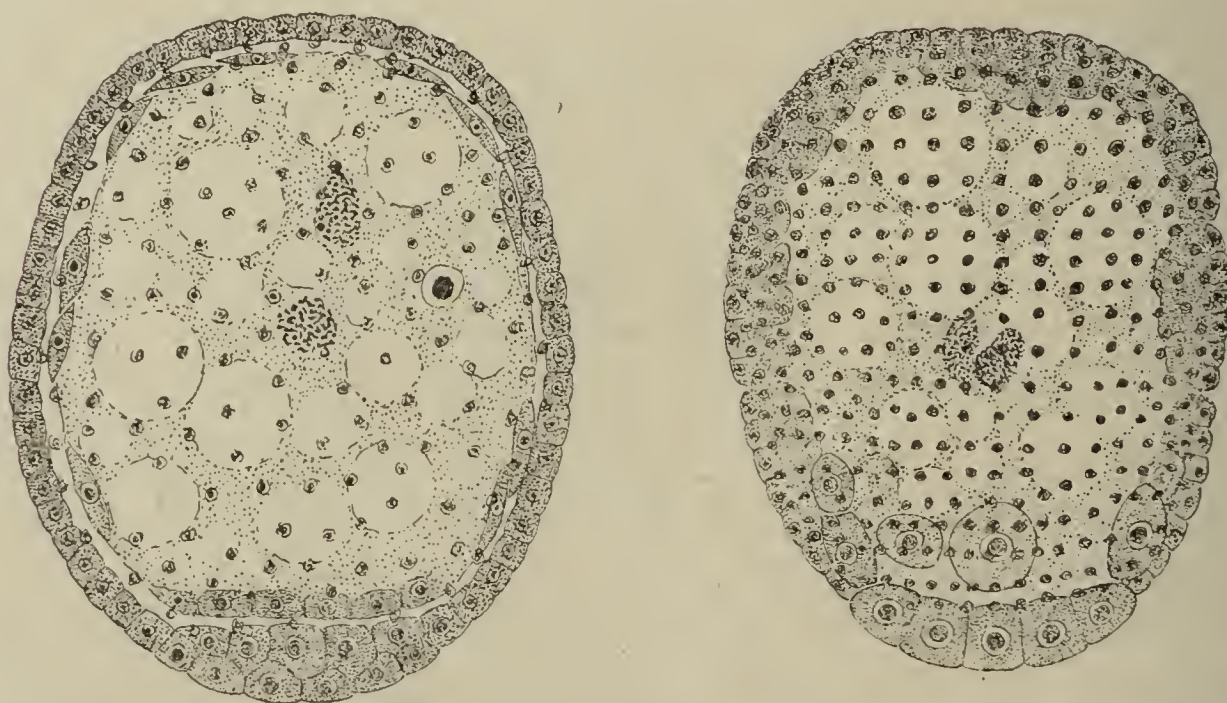


Fig. XIV. — Deux stades de différenciation du blastoderme embryonnaire. La masse vitelline interne ne renferme toujours que les noyaux des deux macromères du stade 16 et (figure de gauche) le deuxième globule polaire. Différenciation de grandes cellules au pôle postérieur de l'embryon. $G = 540$.

A un moment donné, il s'est constitué un blastoderme formé de petites cellules, dont les noyaux, petits et peu colorables, sont régulièrement alignés par rangées transversales. Les cellules et noyaux du blastoderme, au voisinage du pôle postérieur de l'embryon, deviennent rapidement plus gros. Sous le blastoderme, se constitue une couche de cellules allongées fusi-

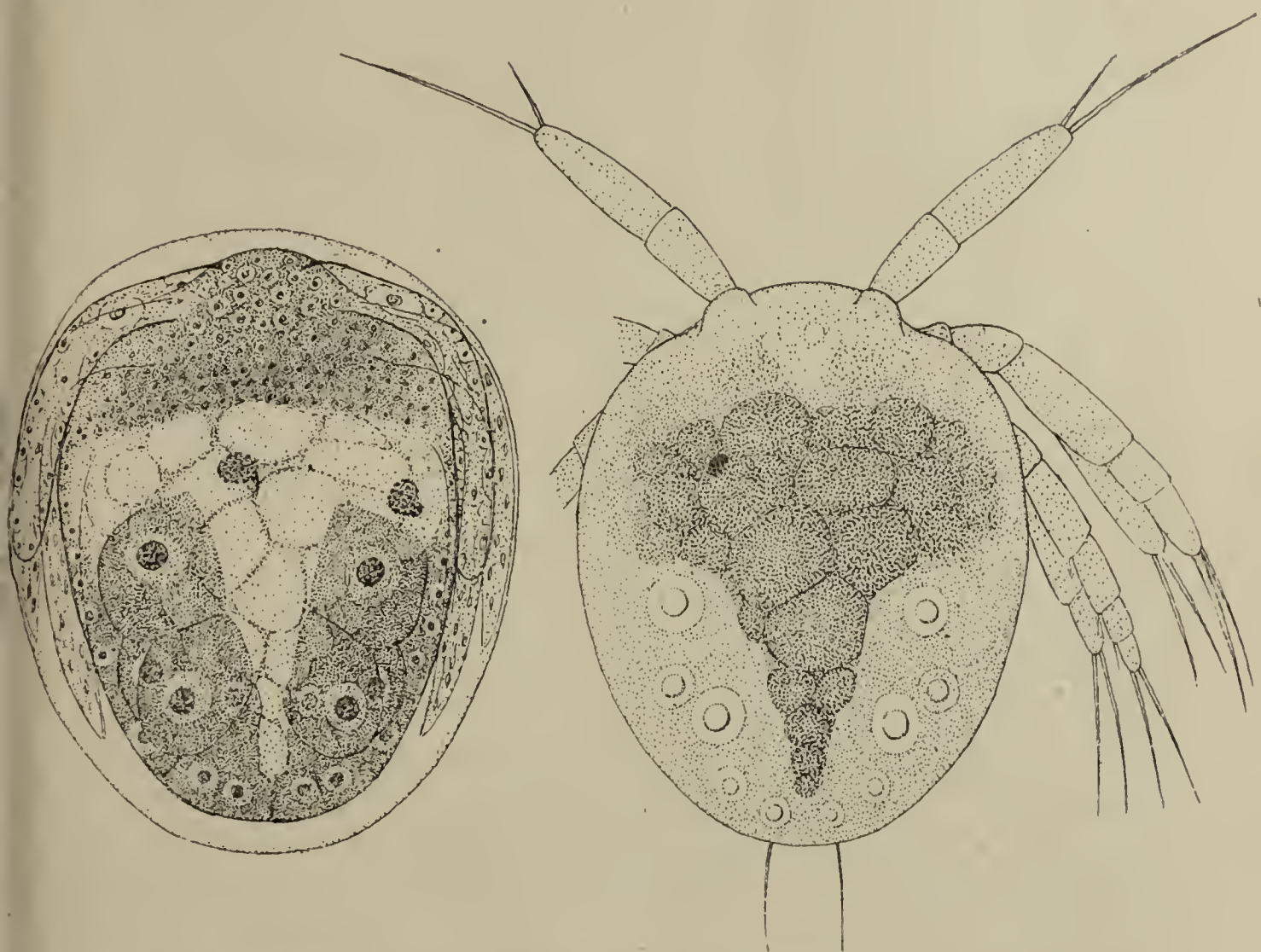


Fig. XV. — A gauche, Nauplius près d'éclore (fixé et coloré). Noter les énormes cellules latérales de la région postérieure et les deux noyaux de la masse vitelline. — A droite, Nauplius éclos (*ad vivum*). G = 540.

formes, qui enveloppe graduellement la masse formée par les deux macromères (fig. XIV).

Sur les faces latérales de l'embryon, la prolifération cellulaire est beaucoup plus intense que sur les faces dorsale et ventrale. Cela est en corrélation avec la différenciation des trois paires d'appendices naupliens, qui font bientôt autant de saillies latérales digitiformes.

A un stade plus avancé, les appendices naupliens sont bien

différenciées sous la coque de l'embryon ; les cellules différenciées de la région postérieure forment deux massifs latéraux compacts, symétriques (fig. XV), constitués par un nombre limité et apparemment très constant de cellules, devenues énormes ainsi que leur noyau.

Enfin arrivons au stade de Nauplius éclos. Ses appendices ont la structure parfaitement typique. Le corps est de forme ovale régulière. Il mesure 75 μ de long sur 55 μ de large. Il est caractérisé par l'absence de tube digestif différencié — il n'y a qu'une masse vitelline interne binucléée, — et par les grosses cellules latéro-postérieures. Sur le vivant, la masse endodermique est colorée en rouge brunâtre et offre de grosses sphérules vitellines. Les cellules postéro-latérales et leurs noyaux sont au contraire incolores et assez réfringents.

*
* *

Il n'est pas sans intérêt d'établir quelques rapprochements entre ce développement et ce qui est connu chez les autres Copépodes. Les stades prénaupliens ont été étudiés chez diverses formes : par PEDASCHENKO (1899, *Lernæa*), SCHIMKEVITCH (1896, *Chondracanthus*, *Notopterophorus*), URBANOWICZ (1884 et 1886, *Cyclops*), V. HÆCKER, (1892, 1897, *Cyclops*), MC. CLENDON (1907-1908, *Caligidae*, *Dichelestidae*, etc.), AMMA (1911, *Cyclopidae*), FUCHS (1913, *Cyclops*), c'est-à-dire chez des formes libres d'eau douce et des formes marines parasites. La filiation des cellules et, en particulier, celle de la lignée germinale a été précisée par ces divers auteurs.

La Lernée et les types étudiés par MC CLENDON se rapprochent particulièrement de *Xenocæloma* par l'inégalité de la segmentation. Toutefois cette inégalité paraît plus accentuée chez ce dernier que chez tous les autres Copépodes. Car, chez lui, c'est au troisième clivage que la macromère émet la dernière micromère, alors que, chez les *Dichilestidae* étudiés par MC CLENDON, cela ne se produit qu'au cinquième clivage et là, cette dernière micromère émise est la cellule germinale primordiale.

Nous n'avons pas pu, chez *Xenocæloma*, déceler la lignée germinale, qui offrirait d'ailleurs un grand intérêt. L'inégalité des sphères attractives dans les divisions successives de la macromère, inégalité qui caractérise une lignée de cellules, est-elle

en rapport avec la différenciation du tissu germinale, comme la présence de granules spéciaux autour d'un des pôles des premières mitoses, chez les Copépodes d'eau douce (HAECKER, AMMA, FUCHS, KORNHAUSER)? nous ne pouvons l'affirmer. Dans cette hypothèse, l'une des deux macromères qui restent inertes pendant toute la formation du Nauplius appartiendrait encore à la lignée germinale et cela serait conforme à ce que montrent les Dichélestides, où cette lignée ne s'individualise qu'au cinquième clivage. D'autre part, dans les stades avancés, on constate (fig. XIV, à droite), sous les grosses cellules de la partie postérieure du blastoderme, deux cellules spéciales, qui font songer à des cellules germinales primitives.

Dans la structure du Nauplius lui-même, il y a lieu de signaler le grand retard subi par certaines parties; il y a là une hétérochronie très marquée. Alors, en effet, que les appendices se développent d'une façon tout à fait normale, exactement comparable à ce que figure, par exemple Mc CLENDON, pour *Pandarus* (pl. V, fig. 46-48), l'endoderme reste ici complètement inerte et, dans la portion postérieure du corps, l'ectoderme est, lui aussi, réduit, comme nous l'avons vu, à un petit nombre de grosses cellules, au lieu de proliférer et de produire les tissus aux dépens desquels se différencient normalement les segments et appendices postérieurs du métanauplius (cf. *Pandarus*, in Mc CLENDON, pl. IV, fig. 40-42 et pl. V, fig. 46-48).

Cette dernière particularité de structure du Nauplius se retrouve chez un Copépode ascidicole, étudié par CANU ⁽¹⁾, *Aplostoma brevicauda*, où, dans la région postérieure du Nauplius, l'ectoderme se réduit aussi à un petit nombre de grosses cellules, présentant un noyau volumineux avec un grand nucléole.

2. Phase de vie libre et pénétration dans l'hôte.

Cette période de l'histoire de *Xenocœloma*, qui serait une des plus intéressantes à connaître, reste encore à l'état de lacune dans nos observations; nous n'avons recueilli sur elle que des données négatives.

⁽¹⁾ E. CANU. Les Copépodes du Boulonnais, *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, t. VI, 1892, p. 88-90, pl. XXI, fig. 1.

Les Nauplius éclos nagent activement par saccades. A trois reprises, nous avons essayé de réaliser par eux l'infestation des *Polycirrus*, mais sans succès. Les cordons ovigères d'où s'échappaient les Nauplius, étaient placés dans un cristalliseur renfermant de l'eau très pure, avec quatre ou cinq *Polycirrus* de petite taille et bien entiers, venant d'être pêchés. Les vers étaient minutieusement examinés au microscope binoculaire le lendemain et le surlendemain. Ils n'ont montré aucun parasite. Quant aux Nauplius, ils n'ont pas survécu plus de 48 heures et n'avaient pas subi, pour autant que nous avons pu le constater, de changement notable.

Nous avons été portés à supposer, au moins, la possibilité d'une infestation des *Polycirrus* par le *Xenocœloma* au stade Nauplius. Si la plupart des Copépodes parasites ont une vie libre et des métamorphoses, par contre les *Monstrillidae*, d'après les observations de MALAQUIN, pénètrent dans leur hôte au stade Nauplius. Ici, en raison de l'intensité du parasitisme et du degré de régression de l'adulte, nous pouvions nous attendre à des conditions analogues. La structure particulière de la région postérieure du Nauplius, où ne sont encore amorcés aucun des appendices métanaupliens, nous semblait aussi une raison en faveur de cette hypothèse. Nous reconnaissons toutefois que l'exemple d'*Aplostoma brevicauda* Canu, qui, offrant la même particularité, subit cependant à l'état libre une série de mues et de transformations, montre que la structure en question ne doit pas faire préjuger la suppression des phases larvaires libres habituelles des Copépodes parasites.

L'échec de nos tentatives d'infestation n'a pas une portée décisive. Il peut manquer, aux conditions dans lesquelles nous avons opéré, un facteur qui détermine la fixation du parasite à l'hôte. Mais il est beaucoup plus vraisemblable qu'en réalité l'infestation ne se fait pas aussitôt après l'éclosion des Nauplius, ni même à ce stade, mais à un stade ultérieur.

En effet, si le Nauplius se fixait immédiatement, il semble, étant donné les conditions où vivent les animaux, enfouis dans le sable, que les Nauplius devraient, en plus ou moins grand nombre, parasiter le *Polycirrus* sur lequel est fixé le *Xenocœloma* dont eux-mêmes proviennent. On devrait donc trouver très fréquemment des infections grégaires, correspondant à des générations successives, ce qui n'a pas lieu.

Nous sommes donc portés à conclure que les Nauplius, entraînés sans doute par le phototropisme, sortent du tube occupé par le *Polycirrus* et du sable et passent par une phase libre dans la mer, au cours de laquelle ils subissent, au moins en partie, les transformations habituelles (stades métanaupliens et cyclopoïdes) ; le vitellus qu'ils renferment assurerait leur nutrition pendant cette phase, — puis qu'ils reviennent dans le sable se fixer à l'hôte.

Les conditions dans lesquelles nous faisons nos recherches à l'anse Saint-Martin, ne nous permettent guère d'espérer résoudre ce problème. En l'absence d'eau courante, il est en effet très difficile de garder les animaux. Placés dans l'eau de mer sans sable, les *Polycirrus* s'altèrent rapidement, et si on les met dans des petits cristallisoirs, garnis d'une couche suffisante de sablon où ils s'enfouissent, ce sablon entre en putréfaction au bout de très peu de jours, à cause des matières organiques qu'il renferme.

3. Stades parasites initiaux.

Dans ces conditions, il faut s'en remettre au hasard des individus récoltés à la plage pour trouver, sur eux, les phases initiales de l'infestation. Malgré des recherches attentives faites aux diverses marées d'août et septembre 1916 et 1917 et en mars 1918, c'est seulement à la fin de septembre 1918 que nous avons trouvé des stades suffisamment jeunes, qui, tout en donnant la solution d'un certain nombre de points importants, laissent encore subsister dans le cycle une discontinuité assez grande.

D'une façon générale, les stades jeunes sont rares. En 1916 et 1917, nous n'avions guère trouvé en tout qu'une dizaine d'individus mesurant de 1 à 2 mm. de longueur. Un seul, trouvé en septembre 1917, n'atteignait pas 1 millimètre. Tous ces individus, aux dimensions près, offrent à peu près la structure et les rapports avec l'hôte que l'on constate chez les adultes.

En mars 1918, par contre, nous avons trouvé une forte proportion de petits *Xenocœloma* de 1 millimètre environ de longueur : 14, sur 29 parasites récoltés en tout. Il y a dans cette statistique l'indication que ce doit être à l'automne que se font

surtout les contaminations nouvelles donnant lieu à une génération, dont la croissance est ralentie par l'hiver et s'effectue surtout au printemps et à l'été suivants.

Aux marées de la fin septembre 1918, nous avons trouvé un certain nombre de stades très jeunes, provenant, à n'en pas douter, d'infestations très récentes. Sur 9 *Polycirrus*, en effet, nous avons constaté, au microscope binoculaire, de petites verrues hémisphériques (pl. I, fig. 2) ne mesurant que 200 à 300 μ de diamètre, d'un aspect très uniforme, et dans lesquelles nous avons justement deviné les stades jeunes de *Xenocœloma*.

In vivo, la structure interne de ces petites tumeurs n'apparaît guère. On y devine seulement un nodule assez compact, à la périphérie duquel sont disséminées des taches pigmentaires rougeâtres très caractéristiques, rappelant exactement, par leur couleur, la pigmentation des *Xenocœloma* adultes ou à l'état de Nauplius. La suite montrera que le parasite constitue une masse bien délimitée à l'intérieur de la verrue et d'un diamètre notablement inférieur à celui de la verrue elle-même.

Il est remarquable que tous ces stades jeunes — sauf une exception — ont été rencontrés sur des *Polycirrus* présentant déjà des parasites âgés, quoique nous ayons examiné, avec un soin égal et des chances égales, tous les *Polycirrus*, parasités ou non. Un des *Polycirrus* portait deux *Xenocœloma* adultes et trois stades initiaux. Voici au reste la statistique des matériaux recueillis aux marées de la fin septembre 1918 où la récolte a été exceptionnellement riche en parasites.

Date	Nombre total de <i>Polycirrus</i>		<i>Polycirrus</i> porteurs de stades initiaux	Nombre total des parasites
	récoltés	parasités		
Septembre 20	30	4	1 (3 parasites)	8
— 21	40	8	2	12
— 22	50	12	5	22
— 23	40	7	0	8
Totaux.	160	31	8 (1) (10 paras.)	50
(1) Un 9 ^e <i>Polycirrus</i> a été reconnu ultérieurement porteur d'un stade initial, mais nous ne pouvons dire quel jour il avait été récolté.				

On peut donc se demander si les *Polycirrus* déjà parasités ne sont pas exposés plus que les autres à une infection nouvelle, une raison particulière attirant vers eux les larves. S'il en était ainsi, le nombre des infections multiples observées devrait être supérieur à celui que feraient prévoir les probabilités d'après la statistique générale. Appliquons cette considération aux matériaux récoltés en septembre 1918, tout en remarquant que des raisonnements de ce genre ne sont vraiment valables que pour de grands nombres et que le nombre total des *Polycirrus* récoltés n'est connu que d'une façon approximative. Beaucoup d'entre eux, en effet, sont recueillis à l'état de fragments, ce qui rend la totalisation incertaine.

50 parasites sur 160 *Polycirrus* conduisent à une probabilité d'infection de $\frac{5}{16}$. La probabilité d'infections multiples, doubles, triples, quadruples, etc., serait donc de :

$$\left(\frac{5}{16}\right)^2, \quad \left(\frac{5}{16}\right)^3, \quad \left(\frac{5}{16}\right)^4, \quad \left(\frac{5}{16}\right)^5 \dots$$

c'est-à-dire qu'on devrait les trouver respectivement une fois sur 10, 32, 100, 320 *Polycirrus* récoltés. Les 160 *Polycirrus* examinés devraient donc nous fournir 16 infestations doubles, 5 triples, 1 à 2 quadruples et au plus 1 quintuple, sans qu'on puisse additionner ces diverses probabilités. Il est facile de se rendre compte qu'une infection triple équivaut, pour la probabilité, à 3 doubles, 1 quadruple, à 4 triples ou 6 doubles, 1 quintuple à 5 quadruples ou 10 triples ou 10 doubles (¹).

Nos matériaux nous ont fourni : 9 infestations doubles, 1 quadruple et 2 quintuples (dont une comprenant 3 stades initiaux). En convertissant — pour la probabilité — toutes ces infestations multiples en infestations doubles, elles équivalent à $9 + 6 + 2 \times 10 = 35$, alors que la probabilité d'infestations doubles était seulement de 16. Le nombre trouvé est donc double du nombre théoriquement attendu, ce qui est un écart assez significatif. En récoltant les *Xenocœloma*, on a d'ailleurs l'impression qu'on rencontre des infestations multiples plus souvent qu'on ne devrait s'y attendre. Nous sommes donc portés à

(¹) Ces nombres représentent les combinaisons p . ou p . de m objets :

$$C_m^p = \frac{m.(m-1).(m-2) \dots (m-p+1)}{1.2.3 \dots p}$$

admettre qu'elles se produisent en excès, en vertu d'une cause définie.

*
* *

Etudions maintenant ces stades initiaux ; les coupes sériees sont le seul moyen de le faire. Malheureusement nous avons perdu au cours des manipulations deux de ces précieux individus. Pour les coupes, il est absolument nécessaire de débarrasser complètement l'intestin de l'Annélide de son sable et, ce faisant, on est exposé, soit à dilacérer le parasite, soit à réduire son support de telle sorte que, dans les manipulations ultérieures, il n'est que trop facile de le perdre.

Ces stades initiaux étaient de tailles peu différentes les unes des autres. La tumeur qui les renferme mesurait approximativement 0 mm. 25 de diamètre et était de forme sensiblement hémisphérique. Le tégument de l'Annélide n'offre aucune discontinuité ; il est seulement boursoufflé et la saillie qu'il fait est décollée de la partie massive du contenu. Il n'y a aucun repère qui, à ce moment, puisse déceler l'orientation du parasite. Les coupes ont été faites, dans une partie des cas tangentielllement par rapport à la surface des *Polycirrus*, dans les autres perpendiculairement à cette surface.

Sans être exactement au même degré d'évolution, les divers exemplaires dont nous avons pu étudier les coupes se répartissent assez bien en deux stades que nous étudierons successivement.

Au premier d'entre eux, le parasite constitue une masse complètement close que nous désignerons sous le nom de *pupe*. Au second, il s'est ouvert dans la cavité coelomique de l'hôte : on assiste à l'établissement de ses rapports définitifs avec celui-ci. Nous examinerons ces deux stades successivement.

1° Stade de *pupe* (v. fig. XVII, en haut, p. 222). — La taille réelle du parasite, à ce stade, est très inférieure à celle de la saillie qu'il détermine sur l'Annélide. D'après un croquis fait lors du passage de l'un des états les plus jeunes dans le xylène, la nodule sphérique constitué par les tissus du *Xenocœloma* a un diamètre égal sensiblement à la moitié de celui de la

verruë produite sur l'hôte, soit approximativement à 100 ou 125 μ ; c'est donc moins du double de la taille du Nauplius.

Nous avons des coupes de cinq individus rentrant dans cette catégorie, deux des séries sont malheureusement incomplètes.

Ce qui frappe tout d'abord, c'est combien les tissus du parasite sont compacts et formés de petits éléments pressés les uns contre les autres. D'une manière générale, les coupes représentent une série de lames épithéliales extrêmement serrées, constituées par des cellules très petites, dont les noyaux se touchent presque, chacun offrant un nucléole très net. Les mitoses sont, elles aussi, très petites. Il y a ainsi un contraste, bien plus accentué que pour l'adulte, entre les tissus de l'hôte et ceux du parasite et le départ des uns et des autres est par suite des plus aisés à faire. Les photographies pl. III fig. 22-23, montrent ce contraste en gros et la fig. XVI, p. 218, le fait sentir plus exactement.

La description détaillée du stade de pupe est à peu près impossible avec nos matériaux, qui fournissent des images divergentes et difficiles à relier entre elles, surtout que l'orientation n'était pas assez définie. Nous donnerons par suite d'abord une figure et une description demi-schématique, auxquelles nous confronterons les coupes nettes.

A l'état de pupe, *Xenocœloma* constitue une masse ovoïde entièrement comprise dans la paroi extrême du *Polycirrus* entre l'ectoderme et la couche musculaire. C'est une sorte de tumeur sous-ectodermique close. Les muscles pariétaux la séparent du cœlome. Mais l'un des premiers effets de la tumeur est d'écarter progressivement ces muscles sur les côtés : la couche externe annulaire, d'abord, puis la couche interne longitudinale. Il se perce ainsi une perforation simplement circulaire dans la paroi musculaire. Ce travail est à peu près terminé pour le parasite, pl. III, fig. 20-21.

Le parasite lui-même est complètement enfermé dans un épithélium externe tout à fait continu et sans orifices, qui est son ectoderme. C'est une couche mince (*e*, fig. XVI), dont les noyaux sont assez espacés et qui, à sa face extérieure, montre une couche homogène, qui nous semble devoir être interprétée comme une cuticule chitineuse. Cet ectoderme est nettement visible sur la photographie pl. III fig. 20 et sur la fig. XVI avec

la cuticule. Ainsi les limites de l'hôte et du parasite sont parfaitement nettes.

A la face profonde du parasite (fig. 17-19, pl. III), tournée vers le cœlome de l'Annélide, on aperçoit une cavité V, qui s'enfonce dans la masse même du parasite par une série de replis.

Les fig. 17, 18 et 19, pl. III sont des coupes sensiblement



Fig. XVI. — Portion de la coupe de la puppe (fig. 20-21, pl. III), montrant l'ectoderme *e*, avec la différenciation cuticulaire de sa face externe ; *p*, cellule pigmentaire (il y a une grosse masse pigmentaire à l'angle supérieur gauche de la figure). Noter le contraste entre les tissus de l'hôte et du parasite de part et d'autre de l'ectoderme *e* du Crustacé. G = 4.500.

perpendiculaires au plan sagittal et par suite symétriques. Au contraire, le parasite dont proviennent les photographies, pl. III, fig. 20 et 21, a été coupé perpendiculairement à son axe et par suite au plan des figures précédentes. Il en résulte que la cavité V et ses replis se traduisent ici par une série de sillons concentriques, les parois de ces sillons par des couches épithéliales épaissies ; les festons qui se dessinent sur la fig. 17 sont la coupe de lames qui font tout le tour de la masse

centrale du parasite comme les divers verticilles dans une fleur.

La paroi externe de la cavité *V* vient se souder à l'ectoderme en un point situé sur l'axe du parasite, comme l'indique la figure schématique XVII (en haut) et comme on le voit pl. III, fig. 19. Juste en face de ce point de soudure, le plancher du vestibule *V*. donne naissance à un tube *I* (fig. XVII), qui s'enfonce suivant l'axe de l'animal. C'est lui dont on aperçoit la coupe sur les photographies fig. 20-21, pl. III, qui lui sont perpendiculaires. Dans ce tube *I*, vers le fond, viennent déboucher des acini disposés radiairement (fig. 21, pl. III) ; malheureusement la coupe photographiée avait subi un écrasement qui a produit des déchirures).

Nous pensons que le tube *I*. doit être considéré comme appartenant à l'appareil digestif et peut-être en est-il de même pour toute la cavité vestibulaire *V*. Le sens des replis et festons que présente cette dernière apparaîtra plus loin. Anticipons sur la suite pour dire que les acini débouchant dans le tube *I*, deviendront l'organe méandrique et celui-ci ne nous paraît pouvoir être interprété par suite que comme une glande digestive.

Autour du tube *I*, dans sa partie proximale, on voit se détacher, sur l'ensemble du fond, un groupe de cellules, dont les noyaux sont plus grands et plus chromophiles ; on les devine sur la fig. 19, pl. III. Les stades ultérieurs prouvent que c'est là le futur organe en rosette.

Les taches sombres de la fig. 19, pl. III sont des cellules pigmentaires. Dans cette même figure, on voit, à la partie distale, un système de cavités limitées par un épithélium très net. C'est, sans aucun doute, le début de la cavité atriale et de ses dépendances.

Les figures 17 et 18 montrent, vers la face extérieure, un certain nombre de grosses cellules *G*. avec un noyau volumineux et très chromatique. Ce sont des oogonies. Il y a un ovaire bien délimité, qui se suit sur plusieurs coupes transversales appartenant à la région postérieure de la pupe.

En continuité avec cet ovaire, à droite et à gauche, on peut suivre un tube épithélial, dont les cellules ont un noyau et un nucléole relativement volumineux ; c'est l'oviducte de chaque

côté. La coupe transversale de ce tube *o* s'aperçoit vers l'angle supérieur gauche dans la figure 18.

Tels sont les organes multiples et très différenciés que l'on trouve sur ces stades en apparence très jeunes. Les diverses photographies permettent de se rendre compte combien une description complète de ces stades présente de difficulté. On peut en dégager les points suivants : 1° Il y a une différence de structure et d'aspect énorme entre les tissus du parasite et ceux de l'hôte, ce qui permet de délimiter avec sûreté ce qui appartient à l'un et à l'autre. En particulier on voit très bien l'ectoderme propre du parasite et la distinction avec l'ectoderme de l'Annélide est immédiate et totale. En l'absence même de la disposition anatomique, les caractères purement histologiques suffiraient. A ces stades, en particulier, sous l'influence de la présence du parasite, l'ectoderme de l'Annélide prolifère activement pour former la saillie où sera logé le *Xenocœloma*. On y observe par suite de nombreuses caryocinèses qui sont identiques à celles que l'on trouve dans l'épithélium intestinal du *Polycirrus* (fig. III) et d'un aspect totalement différent de celles des tissus du parasite (fig. XVI). Le nombre des chromosomes d'ailleurs n'y est guère que de 20 c'est-à-dire qu'il est très loin du nombre 40 qui caractérise *Xenocœloma*.

2° Les stades les plus jeunes sont déjà extrêmement différenciés et montrent même constitués presque tous les organes définitifs (organe méandrique, organe en rosette, ovaire, oviductes, cavité atriale).

3° L'aspect et les petites dimensions des cellules à ces stades rappelle les tissus différenciés des Nauplius, eux aussi très compacts et à très petits éléments ; mais il y a une grande distance parcourue depuis le Nauplius. On ne trouve plus trace de l'énorme masse de vitellus : il y a eu une production considérable de tissus et d'organes. Il y a donc un hiatus considérable entre ces stades et le Nauplius. Il ne peut s'agir de combler cette lacune par des suppositions, mais un certain nombre de réflexions s'imposent.

C'est d'abord combien l'organisation que nous avons résumée s'écarte de celle des Copépodes en général. L'adaptation que présente l'adulte est préparée dès les phases très jeunes du

développement, probablement déjà pendant la phase de vie libre, qui doit suivre l'éclosion des Nauplius.

Quelque soit l'état auquel la larve pénètre sous l'ectoderme de l'Annélide, il est probable qu'elle subit une mue lors de sa fixation et que tout le tégument chitineux avec les appendices reste à l'extérieur, car on n'en trouve aucune trace. Les tissus proprement-dits doivent former une masse compacte, qui, sans doute, s'inocule sous l'ectoderme de l'hôte, d'une façon analogue à l'embryon kentrogone de la Sacculine. Nous ne pouvons en aucune façon deviner actuellement quel est exactement l'état du *Xenocœloma* quand il pénètre ainsi dans la peau du *Polycirrus*. Le fait que ces stades observés sont encore clos indique que le parasite n'a guère pu encore se nourrir aux dépens de l'hôte, mais qu'il a dû vivre sur ses réserves. D'autre part, on ne voit plus aucune trace de vitellus dans ces stades. Enfin, on ne retrouve non plus aucun vestige de l'organisation d'un Copépode libre. Il y aurait évidemment grand intérêt à trouver les stades immédiatement voisins de la pénétration.

Nous regardons la face tournée vers la cavité cœlomique du *Polycirrus* comme la face ventrale du Crustacé, la face dorsale étant contre l'ectoderme de l'Annélide. Cela résulte de la position de l'ovaire qui définit la face dorsale.

2^e stade. — *Etablissement des rapports définitifs avec l'hôte* (fig. XVII, en bas). — Deux des jeunes individus récoltés, bien que n'étant pas sensiblement plus volumineux que les autres, nous ont montré ce stade nouveau. On y retrouve tous les organes précédents à un degré d'évolution plus avancé.

Le parasite remplit beaucoup plus complètement la verrue qu'il forme sur l'hôte et adhère maintenant intérieurement à l'ectoderme de celui-ci, distendu et notablement aminci (pl. III, fig. 22-23).

La paroi musculaire du *Polycirrus* s'est rompue au contact du parasite, ainsi que l'ectoderme de ce dernier et la paroi du vestibule V, tournée vers la cavité cœlomique de l'Annélide. L'endothélium cœlomique de celle-ci prolifère, comme l'attestent des caryocinèses et l'augmentation très marquée du nombre des noyaux. Cet endothélium s'engage dans l'orifice de

rupture de la paroi musculaire et du vestibule *V*; il tend à tapisser la face profonde de ce vestibule. Dans les coupes

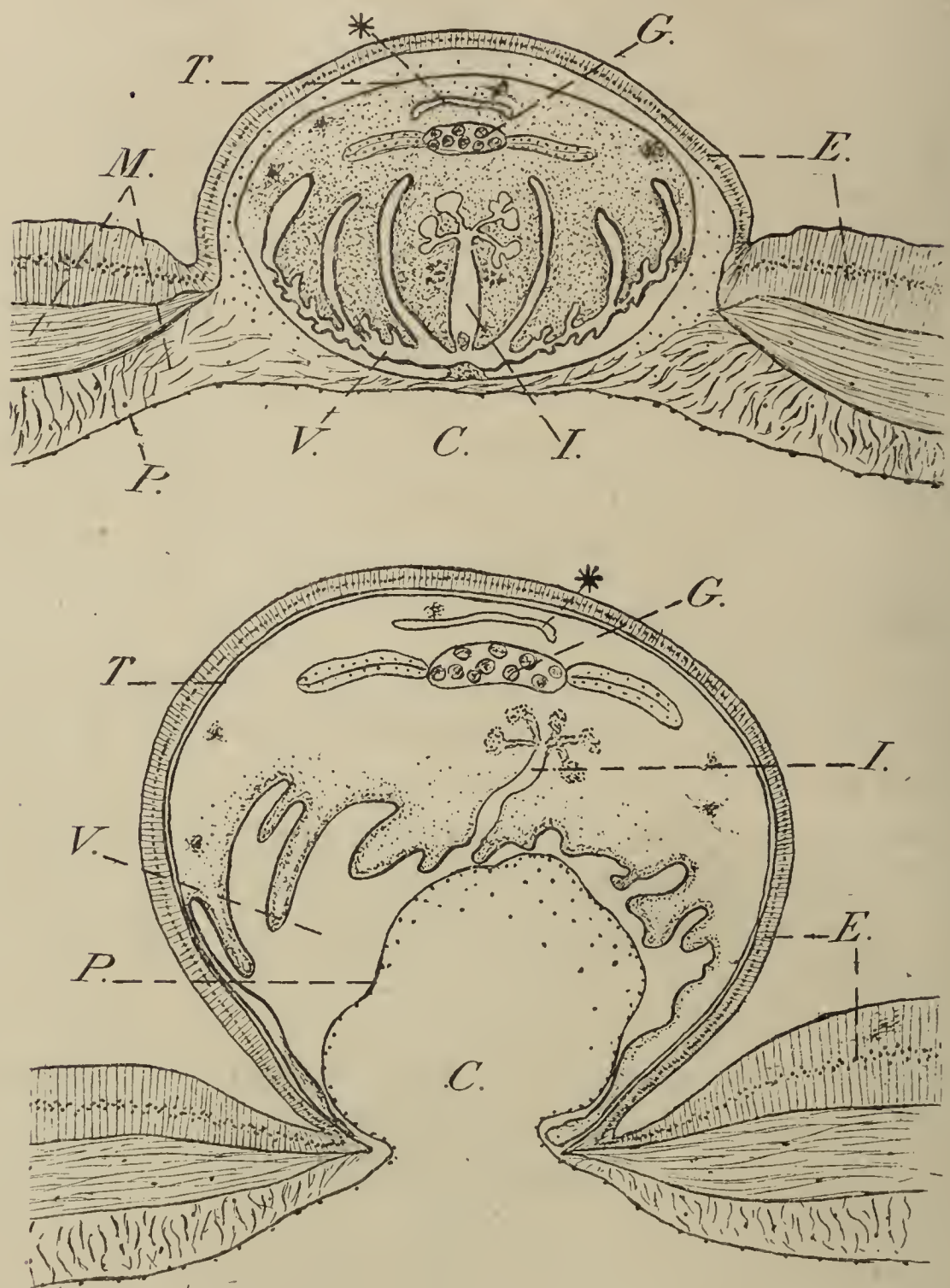


Fig. XVII. — Figures schématiques des stades parasites initiaux de *Xenocaeloma* :

En haut, stade *pupe* : *C*, cœlome ; *E*, ectoderme ; *M*, paroi musculaire ; *P*, endothélium péritonéal du *Polycirrus*. — *G*, cellules germinales (et oviductes adjacents) ; *I*, intestin (?) ; *T*, tégument ; *V*, cavité vestibulaire ; * ébauche atrio-testiculaire du *Xenocaeloma*.

En bas, deuxième stade. La cavité vestibulaire *V* du Crustacé s'est ouverte dans le cœlome *C* de l'Annélide et l'endothélium péritonéal *P* de celle-ci vient faire hernie dans la cavité vestibulaire *V*.

fig. 22-23, pl. III, le contact n'est pas encore complètement établi, mais est partiellement réalisé.

Si l'on compare les figures 19 et 23, pl. III, on voit l'accroissement considérable de la surface de la face profonde du vestibule *V*. Cet accroissement est réalisé par l'étalement des replis qui étaient si marqués au stade précédent. Ce déplissement n'est pas encore complètement achevé, mais est en voie de s'effectuer. Les replis en question avaient probablement pour signification de préparer cet accroissement de la surface du contact du parasite avec l'endothélium annélidien.

Sur la fig. 23, vers le centre, on aperçoit un tube partant de ce qui était primitivement la paroi profonde de *V*, et, au fond de ce tube, aboutissent une série d'acini que la photographie montre plus foncés. C'est le tube *I* et les acini sont l'organe méandrique. Sur les coupes voisines, on retrouve les groupes de cellules qui constitueront l'organe en rosette et qui se distinguent ici des éléments environnants par des noyaux plus volumineux et plus chromatiques.

On remarquera sur les photographies fig. 22-23 que les tissus du parasite sont beaucoup moins compacts, — ce qui tient à l'étalement de ces tissus ; mais les noyaux, — qui n'apparaissent que comme des points, — sont encore restés très petits par rapport à ceux de l'Annélide. Leurs dimensions vont en augmentant progressivement, au fur et à mesure que les tissus se desserrent.

Il résulte des faits précédents que la cavité, désignée par nous au stade de pupa sous le nom de vestibule *V*, devient la cavité axiale du parasite à l'état adulte, et l'on comprend comment il se fait qu'elle est tapissée par l'endothélium cœlomique de l'Annélide.

Le caractère épithélial de sa paroi, parfaitement net sur les stades initiaux, le devient de moins en moins, mais persiste cependant suffisamment pour pouvoir toujours être reconnu. Quant à l'interprétation de la cavité axiale, la plus plausible que suggère le développement est qu'elle représente l'appareil digestif profondément transformé du Copépode. Il serait oiseux, avec les données dont on dispose, de tenter une assimilation plus précise.

En somme, la connaissance de ces stades, trouvés en septembre 1918, permet de s'expliquer complètement les rapports du parasite et de son hôte à l'état adulte et justifie définitivement

les interprétations que nous en avons fournies dès 1915. Elle montre que les transformations subies par *Xenocaeloma*, par rapport aux autres Copépodes, sont beaucoup plus profondes encore qu'on aurait pu le supposer, car la structure de ces très jeunes stades s'écarte tout à fait de tout ce qui est connu dans ce groupe.

*Croissance du parasite et évolution de ses organes. —
Développement des testicules*

Les rapports définitifs entre l'hôte et le parasite sont établis, comme on le voit, de fort bonne heure, alors que la saillie produite sur le *Polycirrus* ne dépasse pas 0 mm.,25 à 0 mm.,30. Il ne reste plus à s'accomplir ensuite qu'une croissance progressive, pendant laquelle s'achève la différenciation des organes. Le seul système qui ait encore vraiment à se différencier est l'appareil testiculaire.

De jeunes individus mesurant environ 1 millimètre de longueur fournissent à cet égard des stades variés que nous allons décrire maintenant.

D'une manière générale, ces jeunes stades montrent encore, sous l'ectoderme du *Polycirrus*, une ligne de noyaux assez continue, qui constitue une trace nette de l'ectoderme du Crustacé (fig. 24), mais cette netteté s'efface très vite.

La cavité axiale chez ces individus est extrêmement vaste (fig. VIII, p. 191) et régulièrement cylindrique. Les tissus du parasite ne forment, au tour d'elle, qu'un mince fourreau cylindrique. L'endothélium péritonéal annélidien qui la revêt est constitué en général par une seule couche de cellules. A l'extrémité distale de la cavité axiale, on trouve l'organe méandrique et l'organe en rosette sous une forme très simple et typique. Dans l'organe en rosette, les noyaux se fragmentent de bonne heure, par voie directe, en vésicules nucléolées multiples et contiguës, telles qu'on les observe chez les adultes. Ici on assiste fréquemment à la fragmentation du noyau primitif.

L'appareil génital femelle a déjà sa constitution essentielle, mais le système des tubes où mûriront les œufs étant encore vide, se présente comme un ensemble de cordons minces à lumière virtuelle, qui apparaît nettement au sein du paren-

chyme général. Celui-ci est constitué par des cellules à noyaux offrant un nucléole punctiforme et qui, très petits au début, vont en croissant de taille progressivement.

L'orifice terminal semble se percer sur des individus ayant approximativement 1 millimètre. La cavité atriale est désormais en rapport avec l'extérieur, mais son ébauche était déjà



Fig. XVIII. — Fente testiculaire initiale *ft*, dont les bords latéraux produisent les ébauches *s* des spermiductes; à droite et à gauche, l'oviducte *o*. G = 740.

visible sur les jeunes stades précédemment étudiés (cf. fig. 19, pl. III).

Nous insisterons surtout sur l'évolution de l'appareil testiculaire.

Remarquons d'abord qu'à taille égale des individus (1 millimètre environ), il s'est montré à des stades très différents, suivant qu'il s'agissait de spécimens récoltés au printemps (mars), ou en automne (septembre). La température a évidemment une action sur son évolution.

Premier stade. — Nous l'avons rencontré dans tous les individus mesurant environ 1 millimètre que nous avons récoltés en mars 1918.

Au niveau de l'appareil méandrique et immédiatement au-dessous, ventralement par rapport à lui, on voit une fente transversale aplatie *ft* (fig. XVIII) comprise entre les oviductes *o*.

Elle est bordée par un épithélium relativement épais. En sui-

vant cette fente sur les coupes vers l'extrémité distale, on voit qu'elle se poursuit jusqu'à la cavité atriale avec laquelle elle est en continuité. A ce moment, il n'y a encore aucune différenciation cytologique permettant de reconnaître un tissu germininal. Dans la portion moyenne de cette fente, de chaque côté, se détache un cordon plein *s* qui descend pour rejoindre les

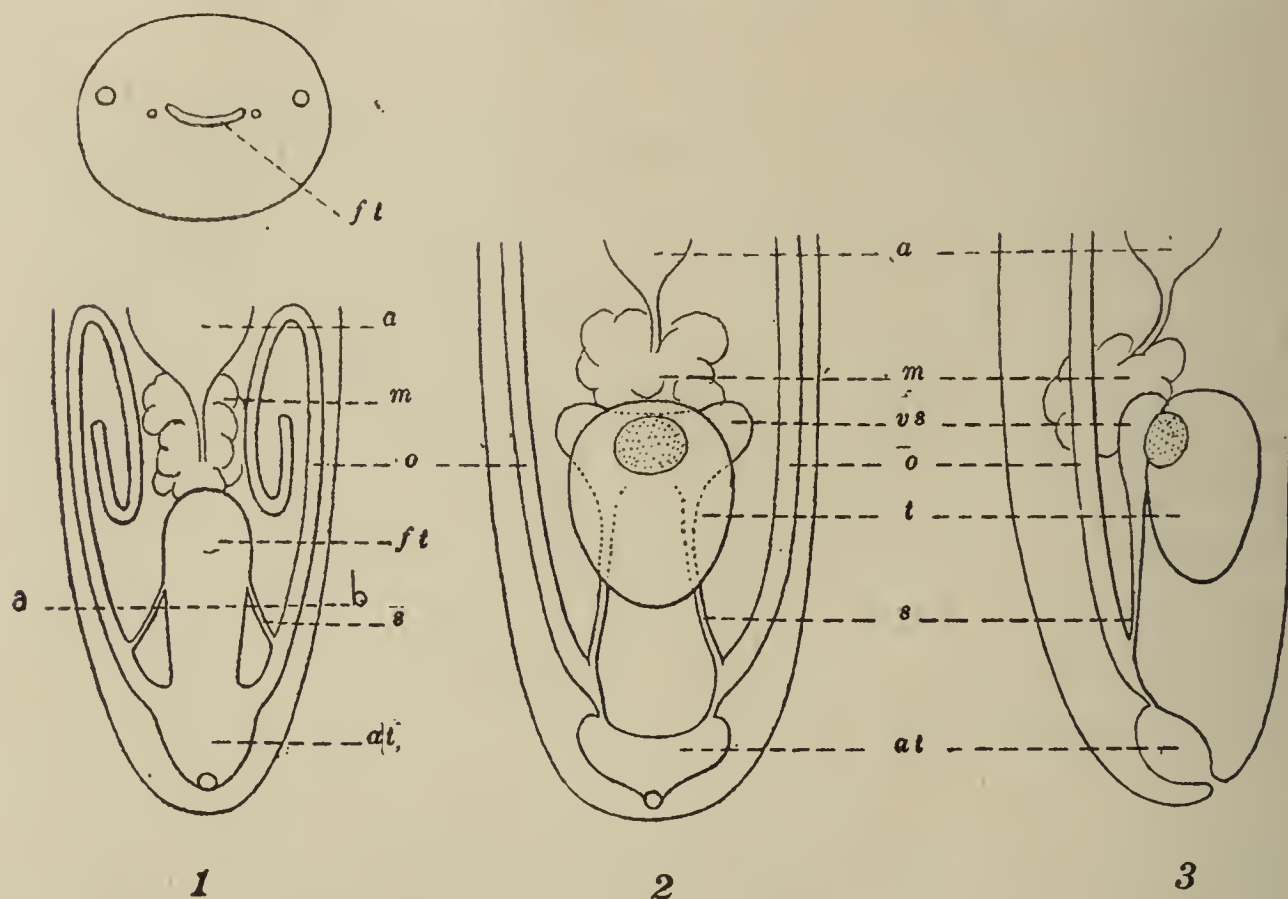


Fig. XIX. — Reconstitution schématique de la région inférieure de *Xenocaeloma* pendant la différenciation du testicule :

1 (à gauche), premier stade. — La fente testiculaire aplatie *ft* communique avec l'atrium *at*; en haut coupe transversale suivant *ab*.

2 (au centre), deuxième stade. — L'ébauche testiculaire forme maintenant une vésicule close *t* sur la paroi dorsale de laquelle s'est différencié un épaissement (pointillé) où apparaissent les premières spermatogonies. Différenciation de la vésicule séminale *vs*;

3 (à droite), deuxième stade, vu de profil.

a, cavité axiale; *at*, atrium; *ft*, fente testiculaire; *m*, organe méandrique; *o*, oviducte; *s*, spermiducte; *v*, vésicule testiculaire; *v. s.*, vésicule séminale.

oviductes et s'y aboucher. Ce sont les ébauches des spermiductes.

On voit sur la fig. XIX une reconstitution schématique de la disposition des diverses parties.

2^e stade. — Nous le trouvons sur des individus qui ne dépassent pas la taille des précédents, mais qui ont été récoltés en été ou en automne.

Dans la région distale de ces spécimens, on constate la présence d'une très grande vésicule *t*, occupant une forte part de la section transversale à ces niveaux (cf. phot. pl. II, fig. 13 et 14). Cette vésicule est limitée par un épithélium très aplati, dont les cellules sont, pour la plupart, surchargées de granulations pigmentaires brunes insolubles. Elle provient, sans aucun doute, de la dilatation de la fente *ft* décrite au stade précédent. Mais elle est close, ayant perdu maintenant toute communication inférieure avec la cavité atriale (cf. fig. XIX, 2 et 3).

Cette vésicule montre des différenciations très importantes sur sa face profonde (dorsale), provenant de la face dorsale de la fente primitive et dans sa partie médiane. L'examen des différents individus conduit à conclure que cette face profonde s'est épaissie et clivée en deux lames. La plus ventrale reste en continuité complète avec le reste de la paroi de la vésicule proprement dite. Dans sa portion médiane, elle s'épaissit localement, en forme de bouton, qui fait saillie dans la cavité de la vésicule (pl. II, fig. 13-14; fig. XIX, 2 et 3). Et, dans cet épaississement, dont la surface présente les granulations pigmentaires que nous venons de signaler, on voit se différencier des cellules germinales reconnaissables à la grande taille et à la richesse chromatique de leurs noyaux. On constate la différenciation graduelle de ces cellules, aux dépens des cellules indifférenciées qui forment la masse de la saillie et la paroi du reste de la vésicule. Les photographies fig. 13, et 14, pl. II montrent des coupes transversales de la vésicule testiculaire au niveau de la différenciation des cellules germinales et la fig. XX permet de mieux voir la structure et les rapports de celle-ci.

On voit progressivement le nombre de ces cellules germinales augmenter, en même temps que se développe la saillie où elles ont apparu ; celle-ci proémine de plus en plus dans la vésicule ; elle ne reste pas pleine, mais nous y avons observé parfois des cavités secondaires closes.

Finalement cette saillie atteint la face opposée de la vésicule primitive et la partage ainsi en deux moitiés indépendantes qui sont les deux testicules définitifs. Entre temps, il s'est différencié des cellules germinales sur tout le pourtour de la vésicule, et elles sont disposées en une seule couche. Ce sont des sperma-

togonies. Celle qui est photographiée pl. II, fig. 16 et dessinée pl. IV, fig. 29 provient de ce stade, qui, dans son ensemble, est représenté par la coupe fig. 15, pl. II. L'individu dont provient cette dernière, mesurait environ 1 mm.,5 de longueur. Entre les spermatogonies, on aperçoit de nombreuses cellules à petit noyau muni d'un nucléole punctiforme (fig. 29). Ces cellules forment la trame de l'épithélium des parois testiculaires et persistent à l'état indifférencié entre les cellules germinales.

Les testicules proprement dits proviennent donc de la subdi-



Fig. XX. — Partie dorsale médiane de la vésicule testiculaire *vt* au deuxième stade. En avant, l'épaississement où se différencient les premières spermatogonies *sp*. — En arrière et séparé par une mince fente, l'épithélium cylindrique *vs* qui donne naissance à la vésicule séminale : sur les côtés les oviductes *o*. Dans le tissu conjonctif sous-jacent, quelques cellules à granulations retenant la laque ferrique. G = 700.

vision en deux moitiés, par le processus qui vient d'être résumé, de la vésicule primitive, elle-même dérivant de la fente décrite au stade précédent.

Revenons maintenant à la lame dorsale résultant du clivage de la face profonde de la vésicule (*vs* fig. XX; *V* fig. 13, pl. II). C'est elle qui donnera naissance à la vésicule séminale. Elle constitue d'abord un épithélium cylindrique assez élevé (fig. XX), qui s'étend jusqu'aux points où se détachent les deux tubes dont il a été question ci-dessus et qui vont rejoindre les oviductes. Cette lame épaissie prolifère ensuite, surtout dans ses

parties latérales, qui dessinent bientôt deux cornes dorsales (fig. 13, pl. II). La prolifération continuant, il se constitue peu à peu une cavité nouvelle, s'ouvrant d'abord largement sur la face dorsale de l'appareil testiculaire proprement dit. Cette cavité est la vésicule séminale. On voit les étapes de sa différenciation et de son individualisation sur les phot. pl. II, fig. 13, 14 et 15, V. Sa paroi est épaisse et constituée par des cellules petites et très serrées ; de très bonne heure, il se fait une fonte de cette paroi, se traduisant par des accumulations compactes de petits noyaux dans la lumière de la cavité.

*
* *

Le développement de l'appareil testiculaire, tel qu'il vient d'être résumé, soulève diverses questions d'ordre général. En premier lieu, c'est tout un système organique ajouté à l'anatomie normale des Copépodes et l'exemple de *Xenocæлома* est, à l'heure actuelle, unique dans ce groupe.

On peut remarquer que, comme dans nombre de cas analogues appartenant à d'autres groupes, on a ici un nouvel exemple de la règle formulée par P. PELSENEER, suivant laquelle l'hermaphrodisme secondaire se greffe sur le sexe femelle ; règle dont nous avons nous-mêmes donné des exemples chez les Orthonectides.

Xenocæлома se distingue, de la plupart des autres exemples d'hermaphrodisme exceptionnel, par la façon dont cet hermaphrodisme est réalisé. En général, en effet, — et c'est le cas pour les Crustacés, tels que les Décapodes (*Gebia major*, *Lysmata seticaudata*, etc., etc.) ou les Isopodes (Cymothoadiens, Epicarides, Cryptonisciens, etc.), — c'est la glande génitale qui, d'unisexualité devient hermaphrodite, une partie de la glande évoluant en testicule, l'autre en ovaire et le plus souvent avec protandrie marquée. Mais en somme c'est l'ébauche germinale primitive qui fournit les deux catégories de produits sexuels. Ici, au contraire, le testicule se développe tout à fait en dehors de l'ovaire qui est la glande germinale typique, homologue de celle des autres Copépodes. Et l'on sait que, dans ce groupe, on a pu tracer la lignée germinale depuis les premières phases de la segmentation. L'observation conduit d'ailleurs de plus en

plus, — même abstraction faite de la théorie de WEISMANN, — à considérer le tissu germinal comme une formation *sui generis*, différenciée dès le début du développement et ne pouvant être produite par les autres parties de l'organisme. Les constatations et expériences de HEGNER sur les Chrysomélides sont particulièrement nettes à cet égard. Or, ici, la vésicule testiculaire primitive se développe aux dépens d'un tissu qui a toutes les apparences d'un tissu purement somatique. C'est-à-dire que de ce tissu somatique sortent des éléments germinaux. Il n'y a aucun doute, en effet, à l'examen des préparations, que les spermatogonies se développent *in situ*. Il ne peut être question de leur migration à partir de la glande germinale primordiale qui devient l'ovaire. Ce serait là un fait d'une grande portée.

Il faut observer toutefois qu'il n'est pas absolument démontré que l'ébauche testiculaire soit tout à fait indépendante du tissu germinal. Elle est, comme nous l'avons vu, en continuité avec l'atrium et avec les oviductes, qui sont eux-mêmes en continuité avec l'ovaire. Il est donc possible qu'ontogénétiquement ovaire, oviductes et testicules procèdent d'une ébauche unique, dérivant des cellules germinales primordiales. Cependant on ne peut raisonnablement attribuer cette signification à la cavité atriale qui correspond manifestement à la surface externe du Copépode et il faudrait qu'il y eût une ébauche commune de l'ovaire, des oviductes, des spermiductes et des testicules, laquelle se mettrait en rapport ensuite avec l'ébauche de l'atrium.

En tout cas, les testicules de *Xenocaeloma* ne sont certainement pas homologues de ceux des autres Copépodes, mais doivent être un organe surajouté et l'on est tenté de les considérer comme une néoformation, qui aurait pris naissance peut-être aux dépens du réceptacle séminal ordinaire.

Il y aurait lieu de faire une étude minutieuse des premières phases parasitaires à cet égard. Les matériaux nous ont manqué pour cela. Nous avons d'ailleurs signalé plus haut que, dans les stades les plus jeunes dont nous avons disposé, l'ébauche génitale et celle de l'atrium sont déjà très avancées. Mais son étude est difficile si l'on n'a entre les mains, comme ce fut notre cas, que quelques individus.

V

Conclusions générales. Affinités

L'intérêt que présente le genre *Xenocœloma* ⁽¹⁾ ressort suffisamment de la description qui précède. Il est double : d'une part, en effet, c'est un document tout à fait remarquable pour l'évolution en général et l'étude de la régression des organismes sous l'influence du parasitisme ; d'autre part, c'est un type nouveau dans le groupe déjà si varié des Copépodes.

Les parasites de ce groupe nous ont habitués à des déformations énormes. Mais celles qui étaient connues jusqu'ici ne modifiaient guère, en somme, le plan fondamental de l'organisation de ces Crustacés. Il n'en est pas de même ici. Du Copépode primitif, il ne reste plus guère que l'appareil génital femelle. Tous les autres organes sont complètement supprimés ou méconnaissables. Le mâle paraît avoir complètement disparu et la femelle a acquis un hermaphrodisme secondaire parfait.

Ce remaniement n'est pas spécial à l'adulte. Il s'exprime dans le développement post-larvaire comme le montrent les jeunes stades parasitaires qui ont été étudiés ci-dessus. Toutefois le Nauplius subsiste bien typique, quant à la morphologie externe ; l'anatomie interne en est cependant assez particulière, ainsi que nous l'avons vu et annonce peut-être les modifications ultérieures.

(1) La diagnose de ce genre peut être formulée de la façon suivante :

Genre *Xenocœloma* CAULL. et MESN., 1915. Aucun appendice. Corps entièrement recouvert par l'ectoderme de l'hôte et tégument propre atrophié. Communication avec le dehors par un pore menant dans une cavité atriale, où viennent s'ouvrir deux tubes génitaux (prolongement des oviductes). Cavité axiale tapissée par l'endothélium péritonéal de l'hôte et représentant peut-être le tube digestif. Hermaphrodite. Ovaire bilobé. Oviducte partagé en deux régions : un système de tubes pour la maturation des oocytes et une paire de glandes cémentaires. Deux testicules et une vésicule séminale comprise entre eux, se vidant par deux spermiductes qui débouchent dans les oviductes.

Deux espèces :

1° *Xenocœloma alleni* BRUMPT, 1897.

Syn. *Saccopsis alleni* BRUMPT, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIV, 1897, p. 1464 ; parasite de *Polycirrus aurantiacus* GR., Plymouth ;

2° *Xenocœloma brumpti* CAULL. et MESN., 1915, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXI, 1915, p. 709.

Parasite de *Polycirrus arenivorus* CAULL. Anse Saint-Martin.

Xenocœloma se montre, au total, chez les Copépodes, un type presque aussi aberrant que les Rhizocéphales parmi les Cirrhipèdes et, bien que sa structure et ses rapports avec l'hôte soient tout différents, les deux cas ne manquent pas d'analogies. La nutrition se trouve réalisée, dans l'un comme dans l'autre, aux dépens de l'hôte, par un appareil d'absorption diffus et à partir de produits complètement assimilés. Dans le cas de la Sacculine, le parasite pénètre pour cela dans toutes les parties de l'organisme de l'hôte par ses racines. Dans celui de *Xenocœloma*, c'est l'hôte dont le cœlome vient baigner tout le corps du parasite.

Pareille transformation n'a pu être réalisée que par de nombreuses étapes, même si l'on ne conçoit que des variations brusques. On ne peut guère, pour le moment, les repérer d'une façon quelque peu précise.

C'est parmi les Copépodes parasites des Annélides et spécialement des Térébelliens, qu'il faut les chercher. La famille des *Herpyllobiidæ*, telle qu'elle a été définie par H.-J. HANSEN ⁽¹⁾, est celle à laquelle on est conduit. Malheureusement tous ces types, en général si dégradés, et probablement si intéressants, ne nous sont guère connus que par leur morphologie externe. On ne sait que peu ou rien de leur anatomie interne ⁽²⁾.

C'est aux *Herpyllobiidæ* que les auteurs rapportent le genre *Saccopsis* LEVINSEN, dans lequel Brumpt avait d'abord fait rentrer les parasites des *Polycirrus*. Nous avons montré suffisamment, pour n'avoir pas à y revenir ici, que les analogies de forme entre *Xenocœloma* et *Saccopsis* étaient superficielles et devaient recouvrir des différences morphologiques et anatomiques importantes. Il ne peut pas être question de confondre

⁽¹⁾ HANSEN, H.-J., *Rhizorhina ampeliscæ*, etc., *Entomol. Meddelelser*, t. III, fasc. 5, pp. 207-234, 1892.

⁽²⁾ HANSEN groupe dans les *Herpyllobiidæ*, les genres *Herpyllobius* STEENST. et LÜTKEN et *Eurysilenium* SARS (parasites de Polynoïdiens), *Bradophila* LEVINSEN et *Trophoniphila* MAC INTOSH (parasites de Chlorhéméiens), *Saccopsis* LEVINSEN et *Ehlersiella* MAC INT. (parasites de Térébelliens), enfin *Rhizorhina* HANSEN qui est parasite de Crustacés Amphipodes (*Ampelisca*).

Il en écarte, par contre, tout à fait, les *Choniostomatidæ*, dont il a fait une monographie approfondie (*The Choniostomatidæ*, Copenhague, 1897), réfutant d'une façon motivée le rapprochement fait par GIARD et BONNIER (*Bull. Scient. France Belgique*, t. XXV, 1895, p. 462-485) entre ces types et les *Herpyllobiides*.

XENOCŒLOMA

Rapports avec l'hôte.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

- A* cavité axiale de *Xenocaeloma*.
n formations nerveuses (?) sous-ectodermiques.
ov ovaire.
t tubes où mûrissent les oocytes.
x paroi interne du *Xenocaeloma*, limitant la cavité axiale.
ε ectoderme du *Polycirrus*.
γ cavité cœlomique du *Polycirrus*.
μ muscles lisses du *Polycirrus*.
π endothélium péritonéal du *Polycirrus* tapissant la cavité axiale.

Fig. 1. — *Polycirrus arenivorus* Caull. porteur de deux *Xenocaeloma brumpti* C. et M. adultes avec sacs ovigères. $G = 3$.

Fig. 2. — Fragment de *Polycirrus* porteur d'un très jeune parasite, formant une petite verrue, près du bord supérieur de la figure. $G = 8$.

Fig. 3. — Coupe transversale d'un *Xenocaeloma* jeune, dans la région du contact avec le *Polycirrus*; la coupe de celui-ci s'étendrait à la partie inférieure de la figure. $G = 150$.

Fig. 4. — Coupe un peu plus antérieure du même individu. montrant, à droite, l'abouchement de la cavité axiale dans le cœlome de l'Annélide. Le parasite n'est représenté dans cette coupe que par un croissant situé entre l'ectoderme et l'endothélium péritonéal de l'Annélide; les pointes de ce croissant viennent buter, dans la figure, contre la musculature pariétale du *Polycirrus*. $G. = 150$.

Fig. 5. — Portion plus grossie de la coupe précédente (région *), montrant la distinction des tissus du parasite *x* et de l'hôte *π*. Noter la différence de structure des noyaux. $G = 850$.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un *Xenocaeloma* subadulte anormal. L'appareil femelle a avorté. La cavité axiale est à peu près complètement envahie par la prolifération de l'endothélium péritonéal *π* de l'Annélide. La paroi interne propre *x* du Crustacé est nettement différenciée par la coloration. $G = 150$.

Fig. 7. — Portion de coupe transversale d'un jeune *Xenocaeloma*. Remarquer l'absence d'un tégument propre du Crustacé sous l'ectoderme annélien. $G = 450$.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



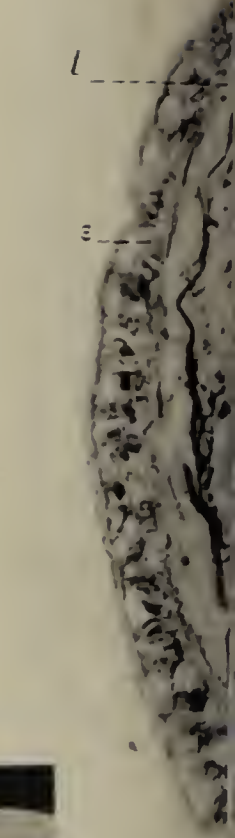
1



2

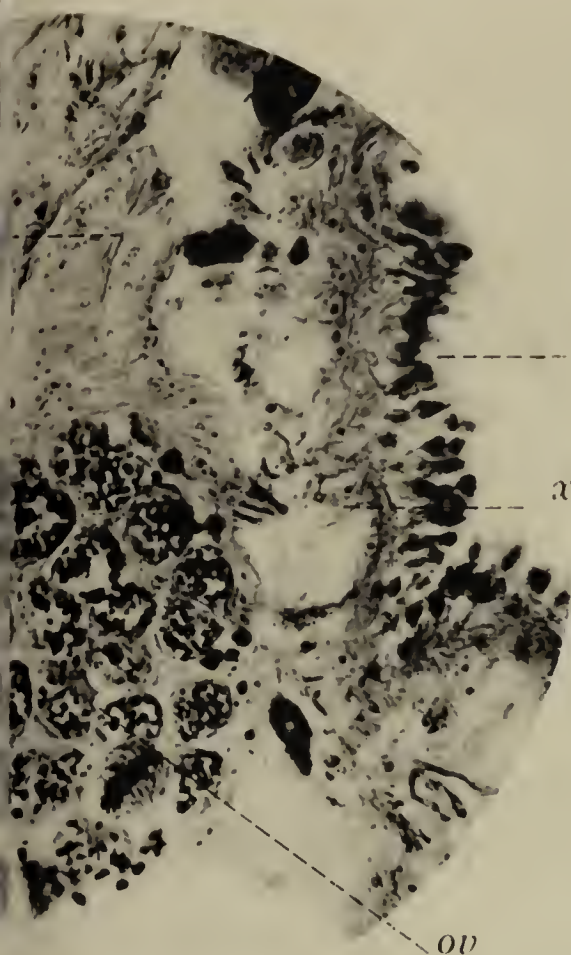


3



4

Fig. 1 Cintract, Fig. 3-7 Jeantet phot.



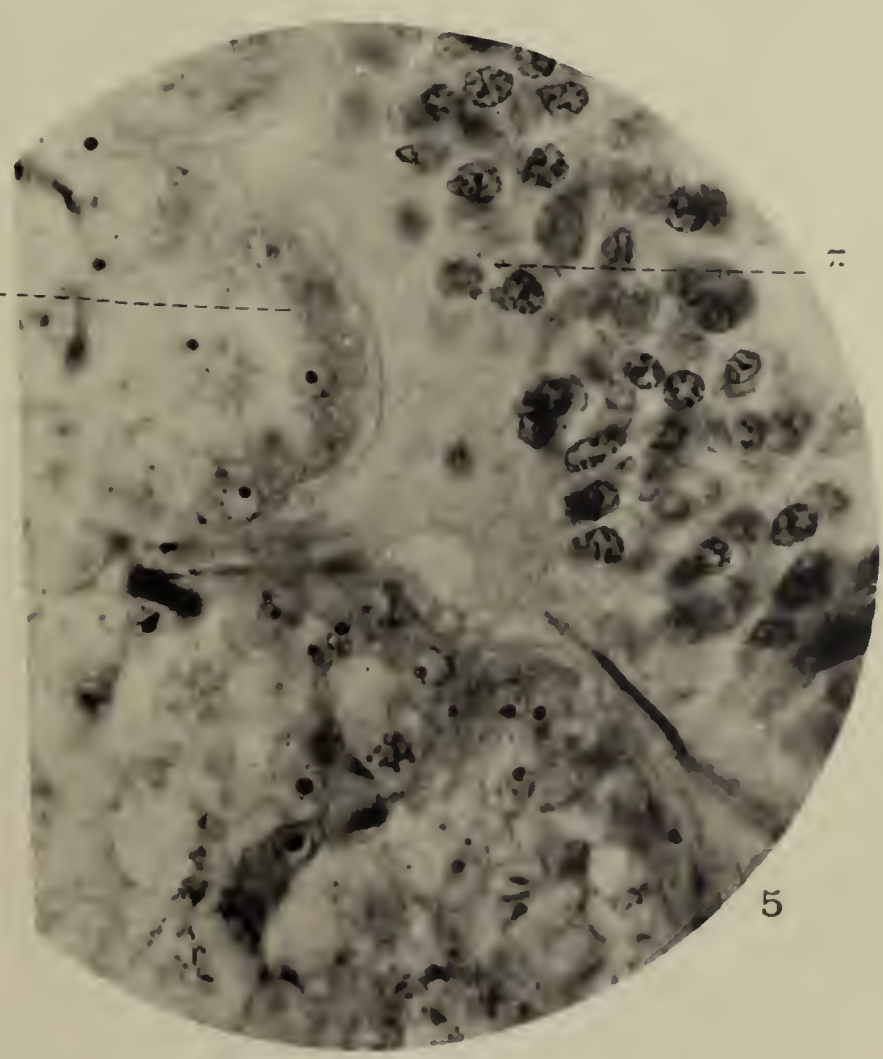
7



6



4



5

eloma

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

PLANCHE II

XENOCŒLOMA

Organes mâles.

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

at cavité atriale.

o oviducte.

M organe méandrique.

R organe en rosette.

S spermiducte.

t tube de maturation des oocytes.

T testicule.

V vésicule séminale.

ε ectoderme de l'Annélide.

Fig. 8. — Coupe transversale dans la région distale d'un *Xenocaeloma* adulte ; la portion inférieure de la figure est formée pour la coupe des deux testicules *T*. $G = 100$.

Fig. 9. — Portion de coupe de testicule (noter les spermatides allongées). $G = 130$.

Fig. 10. — Fragment de coupe de testicule à un fort grossissement, montrant les spermatocytes au repos et en cinèse, et, entre eux, quelques noyaux plus petits de cellules indifférenciées. $G = 860$.

Fig. 11. — Coupe longitudinale de l'extrémité inférieure d'un *Xenocaeloma* adulte. Spermiogenèse active dans le testicule *T*. La vésicule séminale *V* est pleine de spermatozoïdes. $G = 85$.

Fig. 12. — Autre coupe longitudinale du même individu passant par l'orifice terminal. Noter, dans la cavité axiale *at*, les deux plages retenant la laque ferrique, au débouché des deux conduits génitaux mixtes. Plus haut, coupe tangentielle de la vésicule séminale et des spermiductes remplis de spermatozoïdes. Remarquer aussi les brides musculaires (noires) aboutissant à la paroi de l'atrium. $G = 85$.

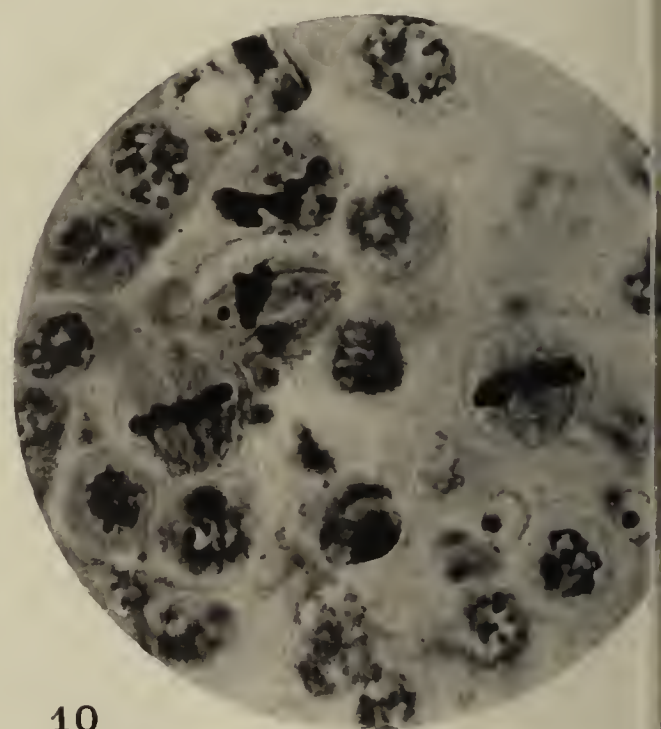
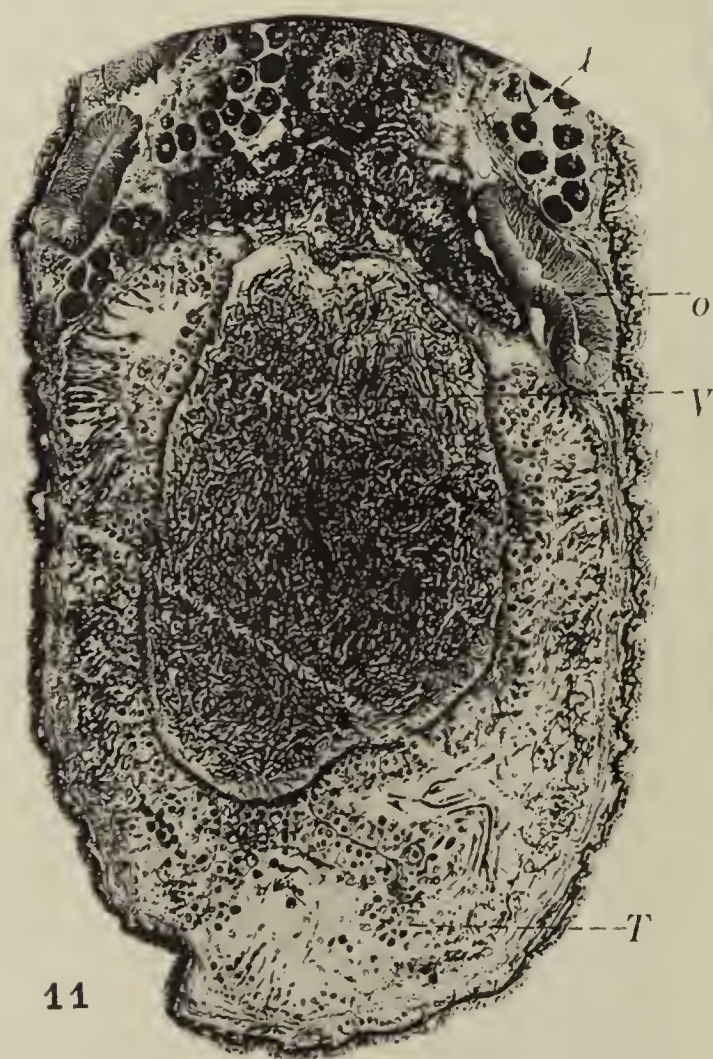
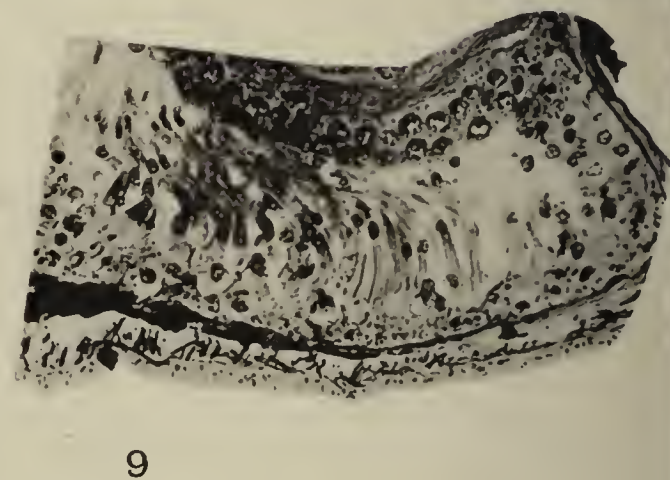
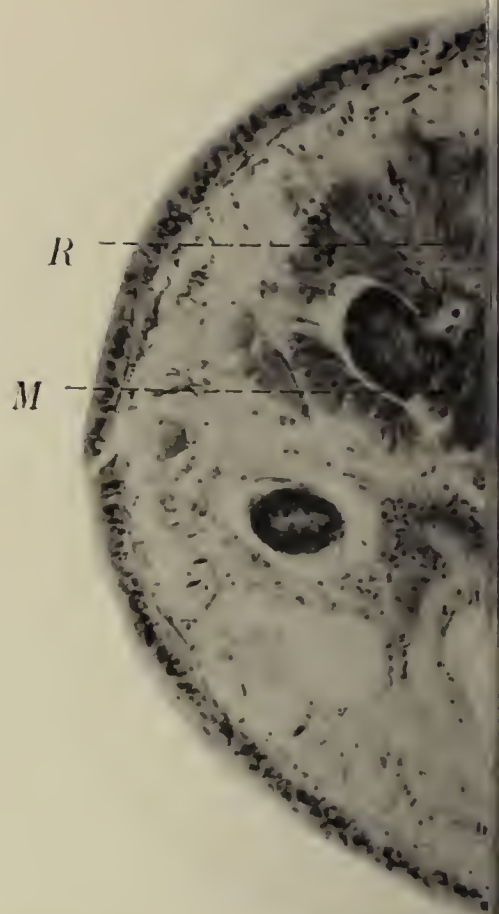
Fig. 13. — Coupe transversale d'un jeune *Xenocaeloma* (un peu plus de 1 millimètre de longueur) dans la région inférieure. Noter l'épaississement de la face dorsale de la vésicule testiculaire, où se différencient les premières spermatogonies. $G = 260$.

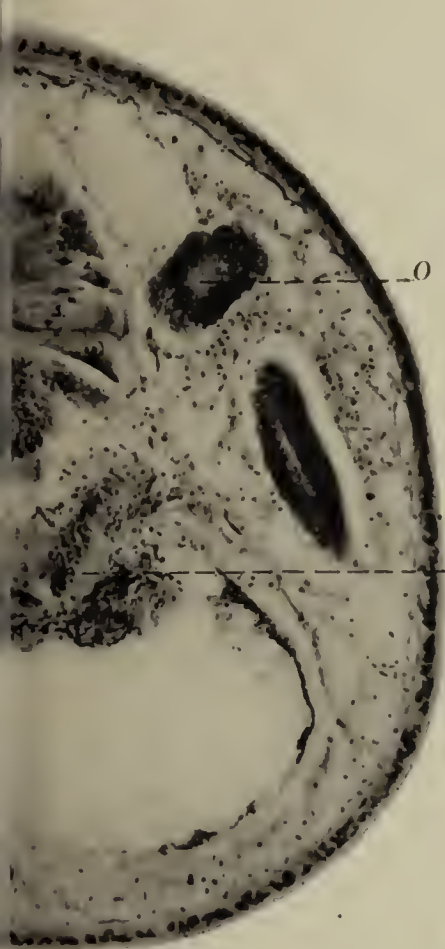
Fig. 14. — Portion (comprenant la vésicule testiculaire) d'une coupe analogue, dans un individu approximativement de même âge. L'ébauche de la vésicule séminale est un peu plus avancée ; on voit sur la coupe les premières spermatogonies (Cf. fig. XX, p. 228). $G = 260$.

Fig. 15. — Coupe transversale dans la région distale d'un *Xenocaeloma* d'environ 2 millimètres. Les deux testicules sont constitués ; leur paroi est garnie d'une rangée de spermatogonies. La vésicule séminale *V* est délimitée et sa paroi en voie d'active prolifération. $G = 150$.

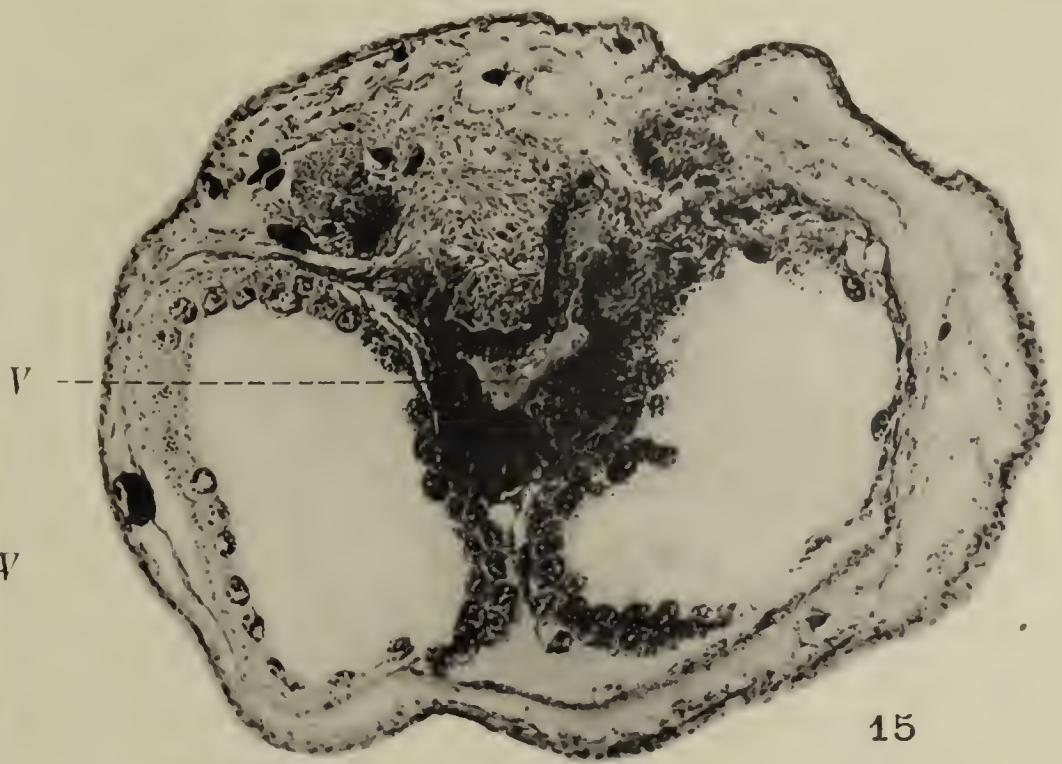
Fig. 16. — Portion de coupe transversale d'un *Xenocaeloma*, dont le testicule est à un stade voisin de celui de la fig. 15. Une des spermatogonies est en mitose (Cf. fig. 29, pl. IV). Noter la similitude avec la mitose d'oogonie fig. 7, pl. I.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

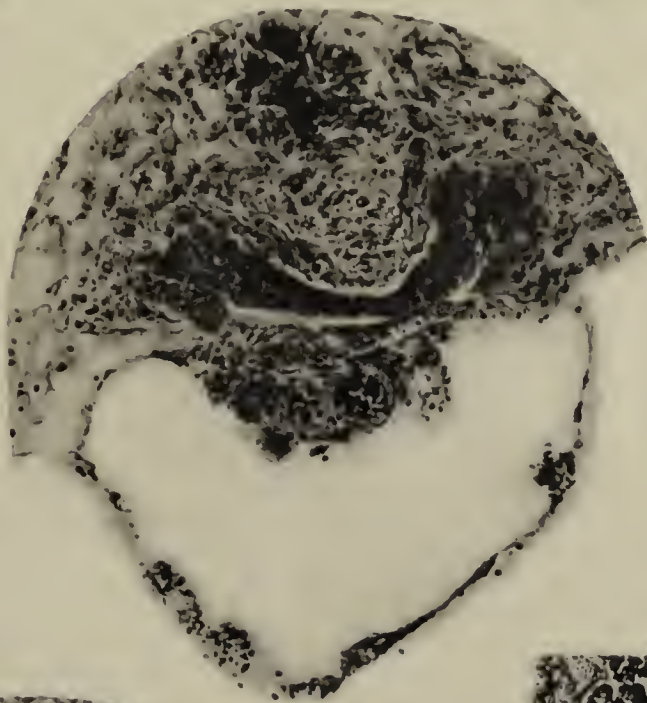




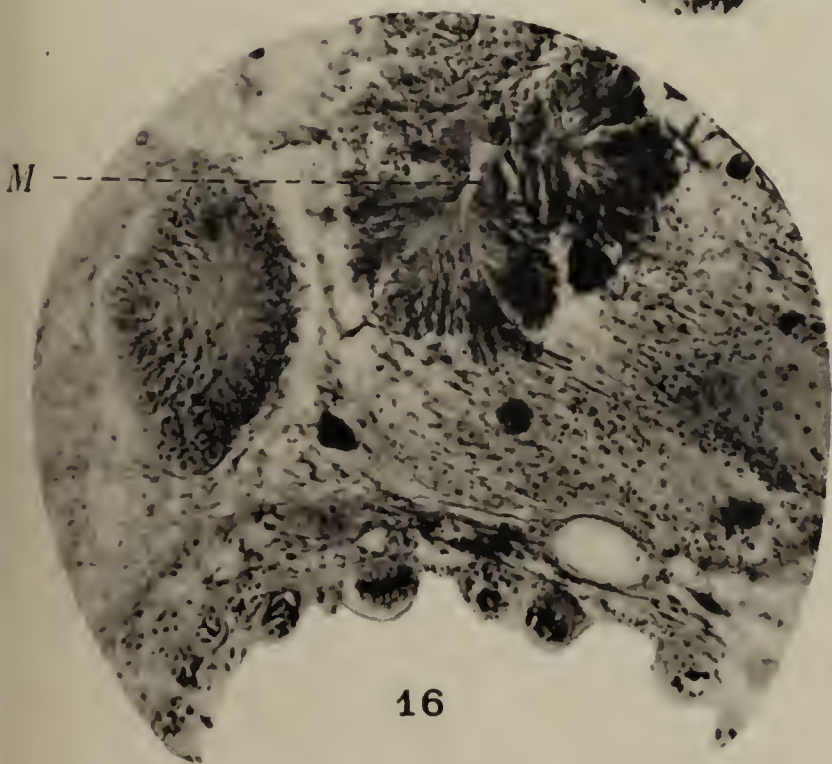
13



15



14



16



12

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

XENOCŒLOMA

Stades parasites initiaux.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

<i>A</i> Cavité axiale du <i>Xenocœloma</i> .	<i>x</i> paroi de la cavité axiale.
<i>C</i> cavité vestibulaire de la pupe.	γ Cœlome du <i>Polycirrus</i> .
<i>e</i> ectoderme de la pupe.	ε ectoderme du <i>Polycirrus</i> .
<i>g</i> cellules germinales.	π endothélium péritonéal du <i>Polycirrus</i> .
<i>I</i> intestin (?)	
<i>o</i> oviducte.	

Fig. 17. — Coupe perpendiculaire au plan sagittal d'un stade *pupe*, sous l'ectoderme ε de *Polycirrus*. Noter l'ectoderme *e* entourant toute la pupe. $G = 300$.

Fig. 18-19. — Deux coupes perpendiculaires au plan sagittal d'une autre pupe. Noter, sur la fig. 18, la coupe de nombreux acini (org. méandrique), et, sur la fig. 19, à la partie supérieure, une cavité, qui est probablement le début du système atrio-testiculaire; vers le bas, un groupe de cellules foncées (ébauche de l'organe en rosette); à la partie tout à fait inférieure et médiane, le contact entre l'ectoderme de la pupe et la paroi externe de la cavité vestibulaire *C* (ce point représente peut-être la bouche). La fig. 18 montre en outre l'écartement de la paroi musculaire de l'Annélide, sous l'action du parasite, qui arrive ainsi au contact du cœlome γ du *Polycirrus*. $G = 300$.

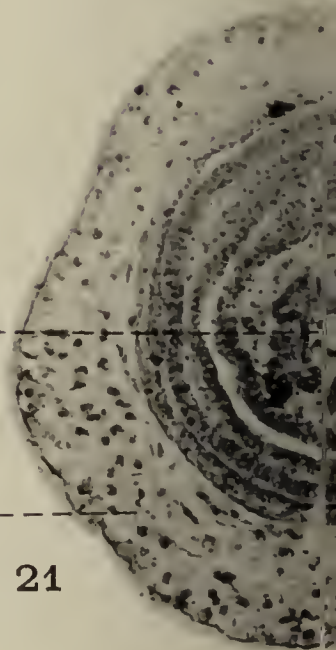
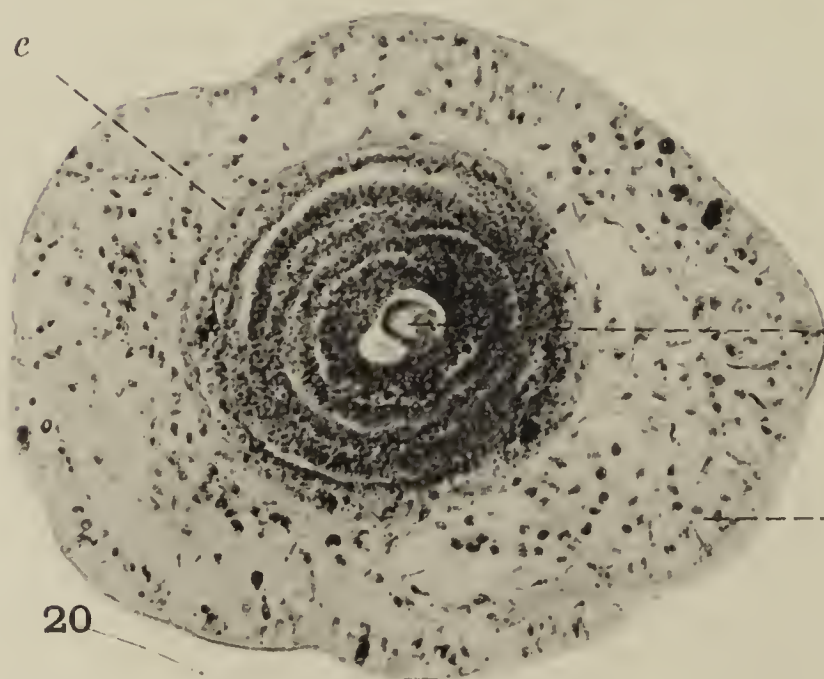
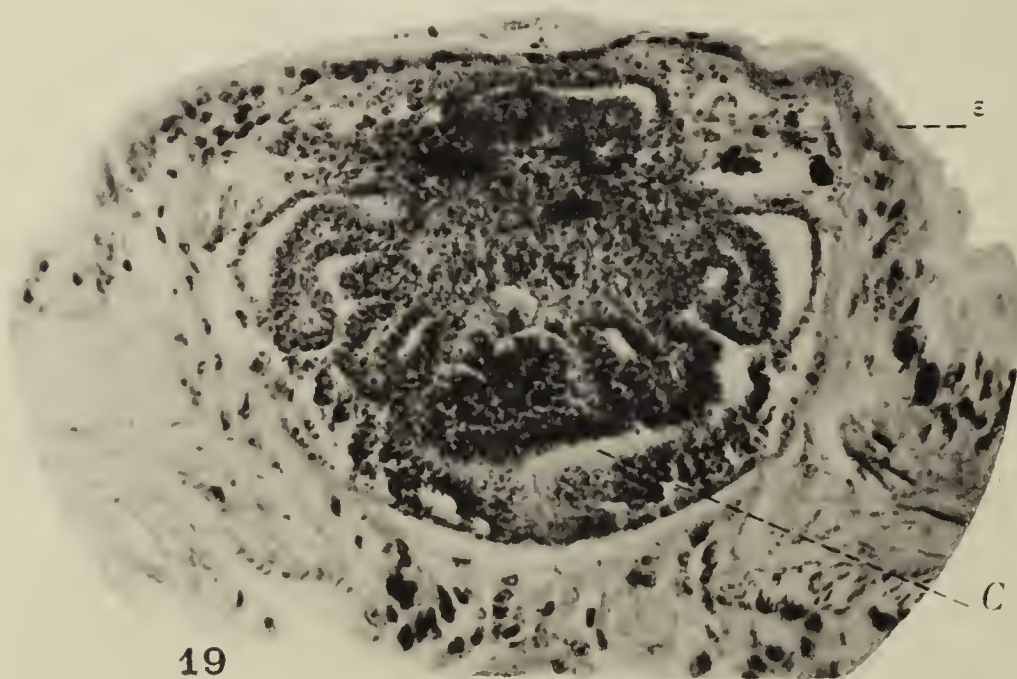
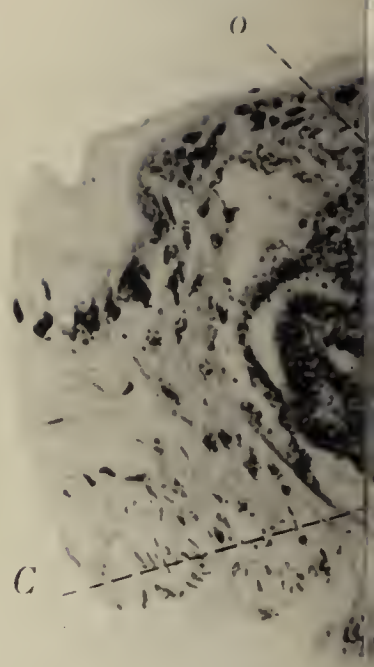
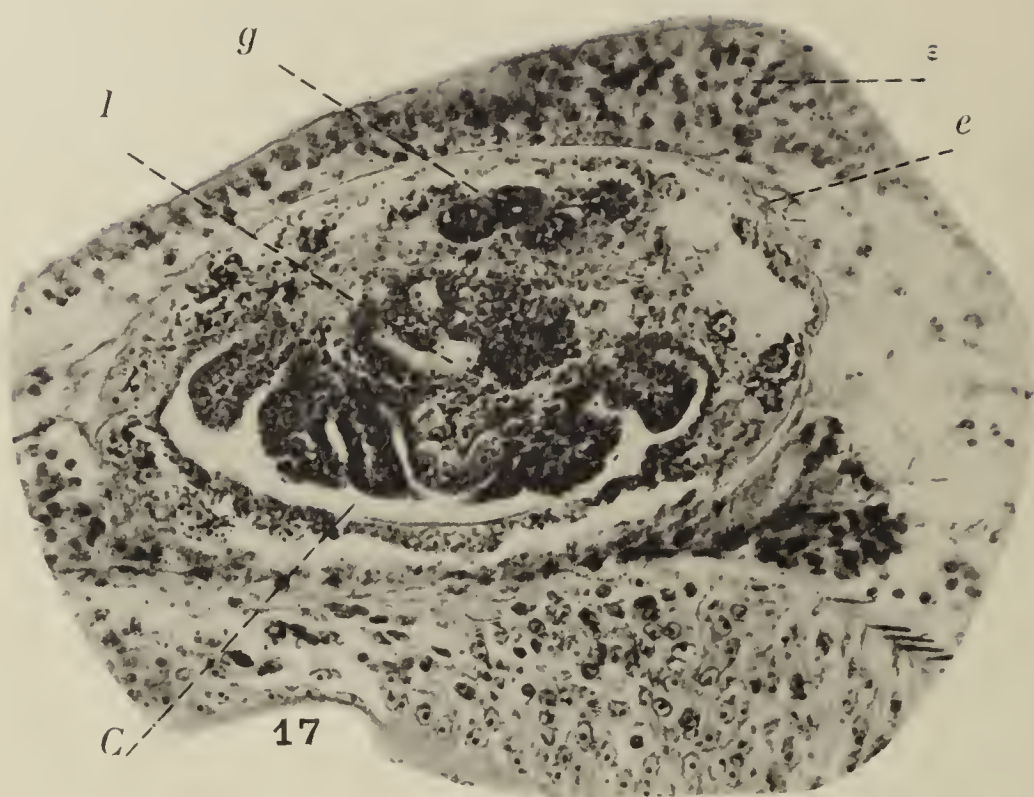
Fig. 20-21. — Deux coupes perpendiculaires à l'axe dorso-ventral d'un *Xenocœloma*, au stade de pupe jeune. Délimitation nette de l'hôte et du parasite (dont on aperçoit l'ectoderme *e*). Le parasite est formé de tissus compacts, disposés sur ces coupes en lames concentriques autour d'une cavité axiale [l'intestin (?) *I*]. Ces lames correspondent aux replis de la paroi interne de la cavité vestibulaire *C* (fig. 17 et 19). La coupe fig. 21 (qui a été un peu écrasée) montre le débouché, dans le tube *I*, de 4 acini de l'organe méandrique. $G = 300$.

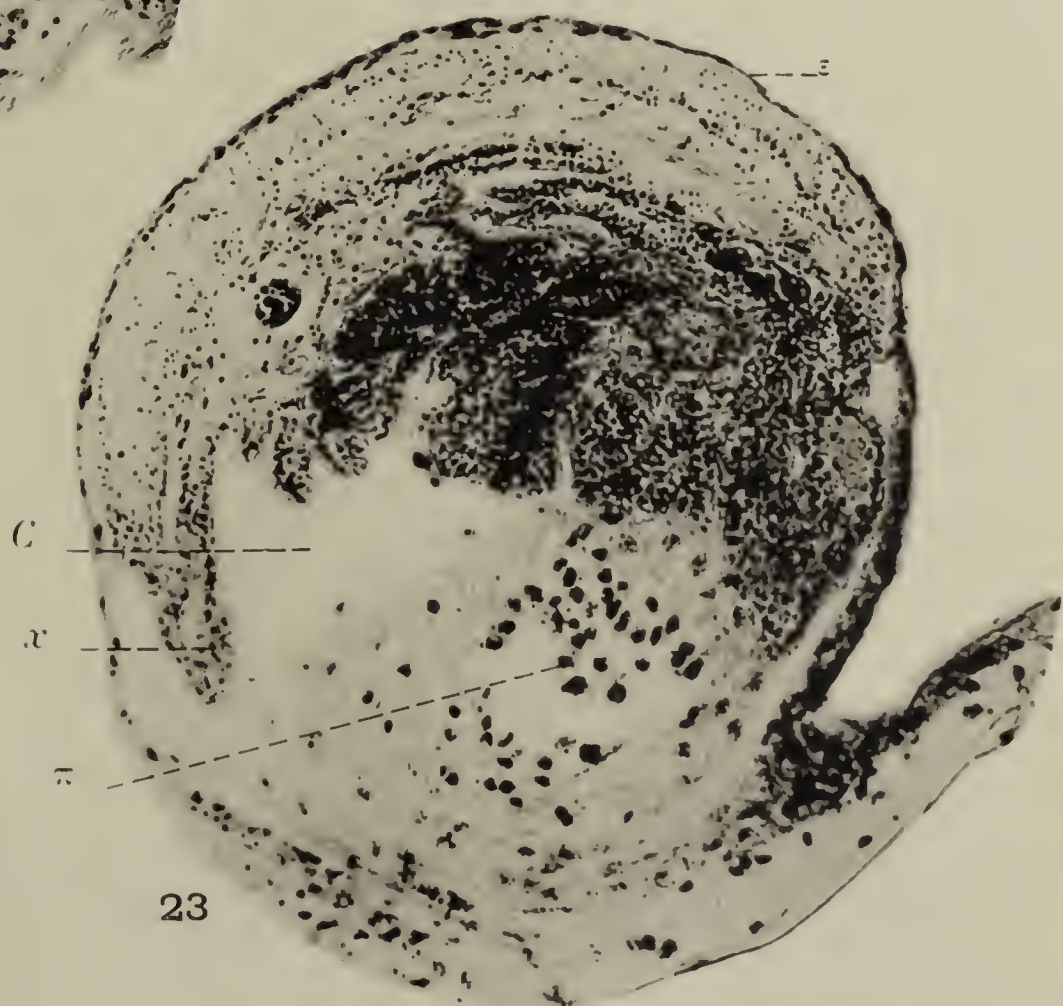
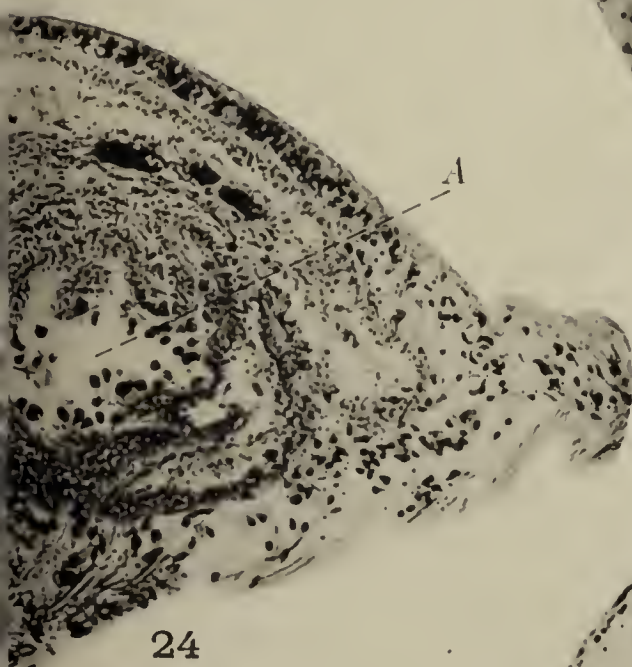
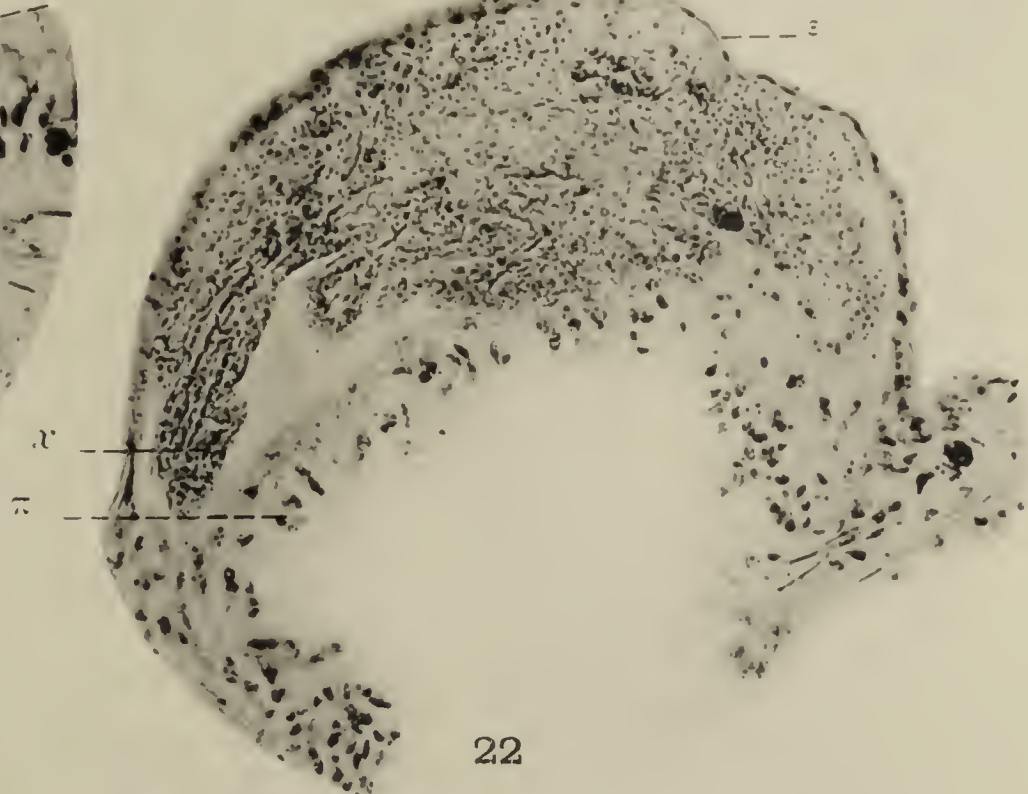
Fig. 22-23. — Deux coupes (perpendiculaires à la surface de l'Annélide) à travers un très jeune parasite (au stade II; établissement des rapports définitifs avec l'hôte). La fig. 22 montre la communication établie entre la cavité vestibulaire et le cœlome de l'Annélide, dont le péritoine π tapisse déjà cette cavité devenue cavité axiale *A*. La fig. 23 (coupe un peu latérale) montre que le processus d'envahissement de la cavité vestibulaire par le péritoine π n'est pas encore achevé. Noter, sur toutes les figures, la différence de taille des noyaux de l'hôte et du parasite. $G = 300$.

Fig. 24. — Coupe transversale d'un très jeune *Xenocœloma* (longueur = 0 mm.,5), déjà arrivé à ses rapports définitifs avec l'hôte. Noter, à ce stade, l'épaisseur du tissu pariétal *x* de la cavité axiale *A*. $G = 195$.

N. B. — Une erreur dans la terminaison du trait de rappel ε (il aurait dû être prolongé d'un tiré), à la partie supérieure des fig. 18 et 19, a incorporé, à tort, à l'ectoderme ε de l'Annélide un espace qui était limité extérieurement par une frange de mucus. L'ectoderme annélide ε commence seulement à la ligne que l'on aperçoit intérieurement par rapport à l'extrémité du trait de rappel ε . Tout ce qui est extérieur à cette ligne, à la partie supérieure des deux figures aurait dû être détourné.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS





LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

PLANCHE IV

XENOCŒLOMA

Cellules sexuelles, etc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

e, ectoderme de la pupe.

o, oviducte.

ϵ , ectoderme de l'Annélide.

Fig. 25. — Portion supérieure de la figure 18, planche III (stade pupe), montrant les cellules germinales et la coupe de l'oviducte, ainsi que les tissus environnants, dans lesquels on remarquera quelques cellules pigmentaires. $G = 780$.

Fig. 26. — Fragment d'une coupe tangentielle à la paroi d'un *Xenocæloma* adulte, pour montrer l'insertion des fibres musculaires striées du Crustacé sur une membrane anhyste (cuticule chitineuse?) située immédiatement à la face interne de l'ectoderme annélidien ϵ . $G = 780$.

Fig. 27. — *a*, Spermatogonie; *b*, oogonie; *c*, jeune oocyte encore dans l'ovaire. Noter la similitude de *a* et de *b*. $G = 1.500$.

Fig. 28. — Oogonies et parois de l'ovaire. Une des oogonies est en cinèse et montre 42 chromosomes. Eléments empruntés à la figure 7, planche I. $G = 1.500$.

Fig. 29. — Spermatogonie en cinèse et paroi testiculaire. La cinèse montre une quarantaine de chromosomes. Eléments empruntés à la figure 16, planche II. $G = 1.500$.

Fig. 30. — Spermatocyte en repos et en cinèse (division hétérotypique; 21 chromosomes; première cinèse de réduction). Emprunté à la figure 10, planche I. $G = 1.500$.

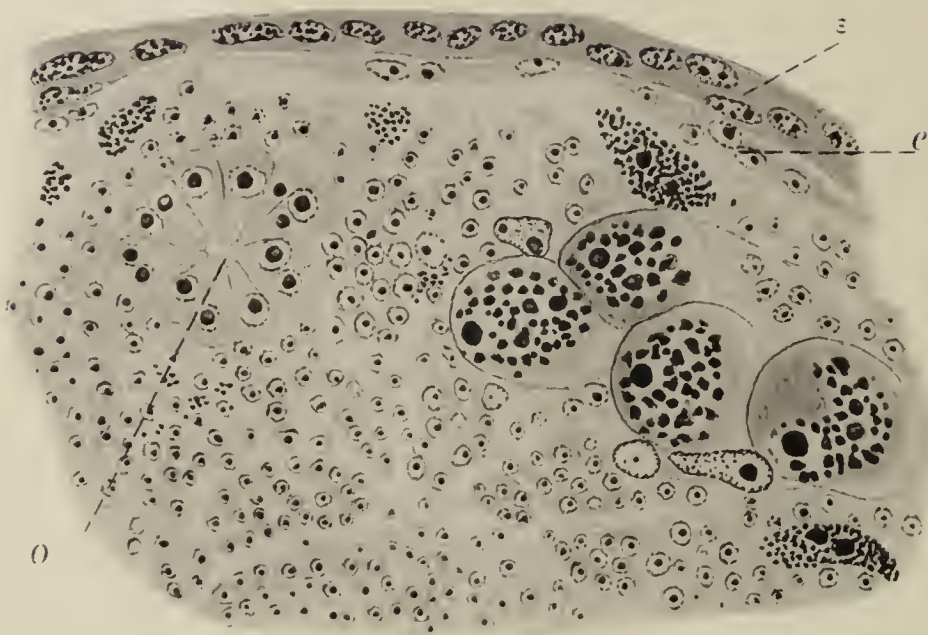
Fig. 31. — Extrémité d'un tube de maturation des oocytes. Une génération d'oocytes est mûre et leurs noyaux sont à la métaphase de la cinèse de formation du premier globule polaire (cf. fig. 32 *c*). Une génération d'oocytes jeunes est intercalée entre les oocytes de la première. $G = 185$.

Fig. 32. — *a*, noyau d'un oocyte en voie de croissance, avec nucléole volumineux, $G = 780$; *b*, noyau d'un oocyte à maturation complète (nucléole résorbé), $G = 780$; *c*, noyau en cinèse (métaphase de formation du premier globule polaire) d'un des oocytes mûrs de la figure 31. On compte 22 chromosomes se dirigeant vers chaque pôle. $G = 1.500$.

Fig. 33. — OEuf fécondé. En haut le deuxième globule polaire, à l'intérieur les deux pronucléi encore distincts. $G = 635$.

Fig. 34. — OEuf en segmentation (formation du stade 4). A gauche le deuxième globule polaire. Noter l'accumulation de la totalité des sphères vitellines dans la macromère et l'hypertrophie de l'une des sphères attractives de la cinèse. $G = 635$.

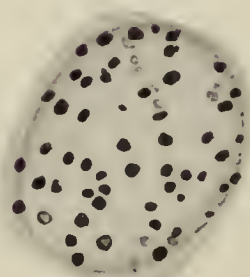
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



25



31



a



b



c

27

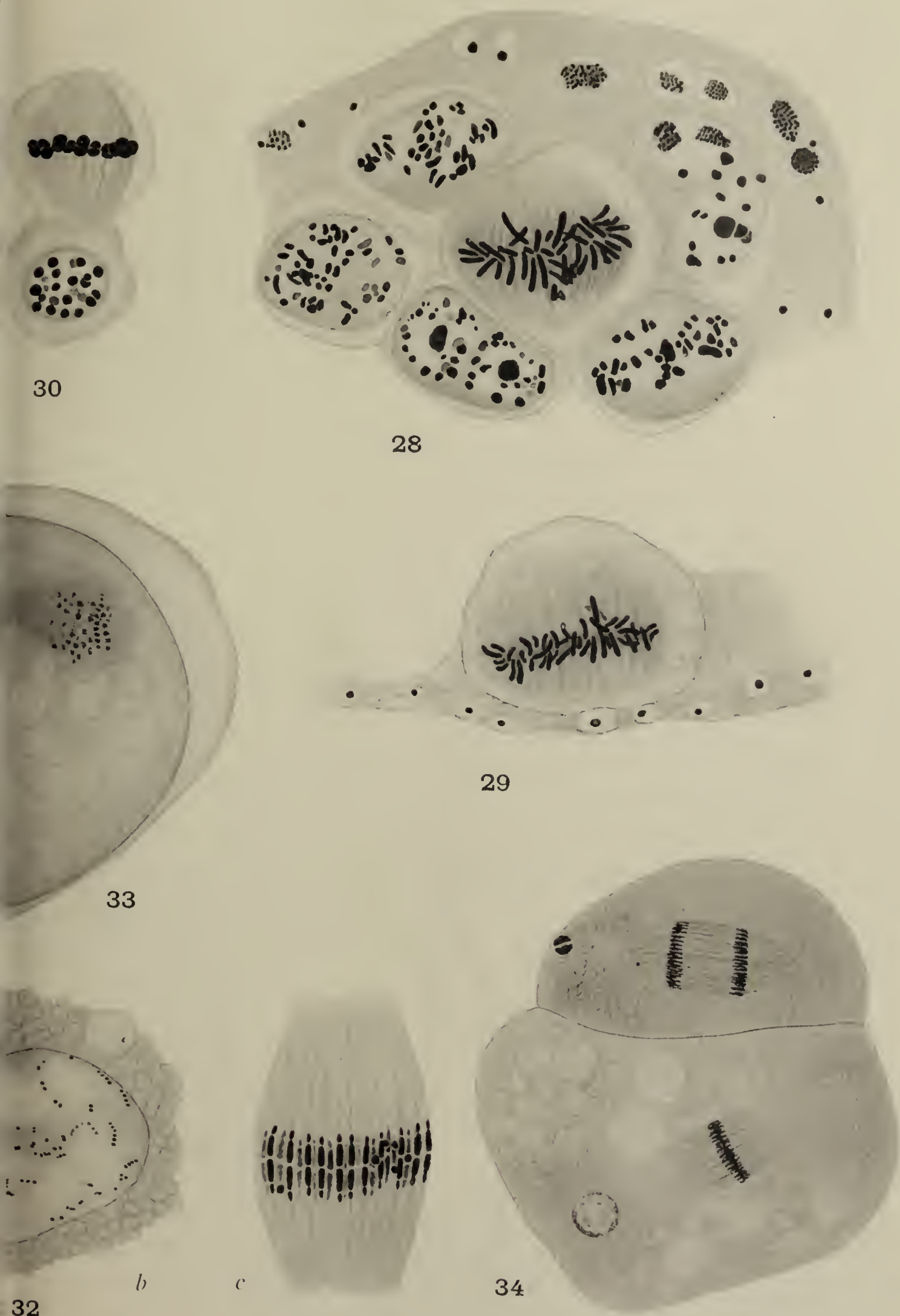


26



a

Caullery dir., Bondroit ad nat. del.



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

les deux genres. Mais *Saccopsis* peut avoir été l'une des étapes qui ont conduit à *Xenocœloma*. C'est en tous cas un type dont l'étude mérite d'être reprise.

Il y aurait lieu de s'attacher à celles des formes qui montrent une évolution vers un parasitisme interne véritable dans les Annélides. A cet égard, il en est une qu'il y aurait intérêt à retrouver, c'est le genre *Crypsidomus* Levinsen.

Crypsidomus terebellæ est parasite interne de *Terebella cirrata*. Seuls les cordons ovigères émergent au dehors, ce qui indique la persistance d'un contact du parasite avec le tégument de l'hôte et le dehors. L'animal lui-même a la forme d'un croissant à section circulaire, fixé par le milieu de sa face concave (qui doit représenter la bouche) au tube digestif de l'hôte. Mais nous n'avons aucune donnée sur l'anatomie de ce genre.

Tout récemment, GRAVIER ⁽¹⁾ a fait connaître un type, nouveau et très intéressant, de Copépode extrêmement dégradé, *Flabellicola neapolitana* GRAV., parasite d'un Chlorhémien *Siphonostoma diplochaitos* OTTO. Ce parasite, à l'état jeune, est entièrement interne. A l'état adulte, la région postérieure du corps fait hernie au dehors, tandis que l'antérieure reste interne et forme une vésicule reliée à la première par une sorte d'isthme. Il n'y a ni appendices, ni tube digestif. Pour devenir externe, la vésicule postérieure repousse d'abord devant elle, en l'amincissant, la paroi de l'Annélide, mais elle finit par le percer ⁽²⁾. Elle n'est pas recouverte par le tégument de l'hôte. GRAVIER rapproche ce parasite des *Herpyllobiidae*. *Xenocœloma* peut avoir antérieurement passé par une étape analogue. *Flabellicola* semble avoir gardé les sexes séparés.

On ne peut guère, pour le moment, préciser davantage les affinités de *Xenocœloma*. Il représente, en tous cas, un degré de dégradation par le parasitisme et une différenciation dans l'intimité des rapports avec l'hôte qui étaient jusqu'ici sans exemple.

⁽¹⁾ C. R. Acad. Sc., t. CLXVI, 1918, p. 502.

⁽²⁾ Comme les *Liriopsis* (Épicarides Cryptonisciens) qui, d'abord parasites dans la cavité palléale des Pagures, percent la paroi de celle-ci et viennent faire saillie au dehors. Mais ici, c'est la région antérieure qui devient externe (cf. CAULLERY, Recherches sur les *Liriopsis*, *Mitth. Zool. Stat. Neapel.*, t. XVIII, 1908).

Aug. LAMEERE
Professeur à l'Université de Bruxelles.

CONTRIBUTIONS A LA CONNAISSANCE

DES DICYÉMIDES

TROISIÈME PARTIE⁽¹⁾

IX. — Le nématogène secondaire.	234
X. — Embryogénie du nématogène primaire	239
XI. — Le paranucléus de Whitman	258
XII. — La parthénogénèse des Dicyémides	267
XIII. — Le cycle évolutif des Dicyémides	269

IX. — LE NÉMATOGÈNE SECONDAIRE.

WHITMAN a cru pouvoir admettre, sans en fournir cependant une preuve bien positive, que le rhombogène des Dicyémides se transforme à la fin de sa carrière en ce qu'il a appelé le nématogène secondaire : l'infusorigène cesserait à un certain moment de produire des germes d'infusoriformes et donnerait des germes agames ordinaires engendrant des embryons vermiformes. Le rhombogène fonctionnerait alors de nouveau comme nématogène, et c'est ce stade que WHITMAN entend par nématogène secondaire, pour le distinguer du nématogène primaire précédant le stade rhombogène.

Le savant américain a vu en effet des rhombogènes dans lesquels il a observé des infusorigènes à leur déclin, et près de ces infusorigènes se trouvaient groupées un certain nombre de cellules qui ressemblent à des germes d'embryons vermiformes.

(¹) Première partie : *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, Vol. L, p. 1, 1916. — Deuxième partie : *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, Vol. LI, p. 347, 1918.

HARTMANN, sans avoir rien constaté par lui-même de semblable, a admis cependant les conclusions de WHITMAN, en se basant sur les figures publiées par ce dernier. Le professeur de Berlin est même allé plus loin : ayant observé la présence, dans ce qu'il croit être un nématogène secondaire, d'un germe d'embryon vermiforme renfermant deux noyaux, il a supposé que les germes de cette sorte étaient fécondés ; puis il a encore émis l'hypothèse que la génération d'embryons vermiformes issus de ces germes fécondés dans le rhombogène devenu nématogène secondaire, transmettait l'infection d'un Céphalopode à l'autre. Tout cela, il l'a représenté dans son grand schéma, devenu classique, du cycle évolutif des Dicyémides.

Nous avons vu antérieurement que cette dernière hypothèse de HARTMANN tombe complètement, puisque j'ai constaté que ce n'est pas par un individu ayant la structure d'un nématogène primaire que débute l'infection dans les très jeunes Céphalopodes, mais bien par l'individu tout différent que j'ai appelé nématogène fondateur.

Quant aux germes d'embryons vermiformes à deux noyaux, j'en ai vu quelquefois, comme HARTMANN, mais dans des nématogènes primaires : il s'agissait évidemment de germes dont la division sarcodique en deux éléments était encore incomplète, mal visible ou accidentellement ratée.

La persistance de l'infection dans le Céphalopode après que les rhombogènes ont disparu, démontre qu'il doit y avoir un phénomène spécial permettant au parasite de se multiplier dans son hôte quand les infusoriformes s'en sont allés. Ayant constaté que les infusorigènes ne donnent jamais de germes agames, même lors de leur déclin, contrairement à l'opinion de WHITMAN, j'en avais d'abord conclu que le rhombogène mourait après la production des infusoriformes et que ce n'était pas de lui que procédaient les nématogènes continuant l'épidémie. J'avais supposé que les nématogènes secondaires étaient des nématogènes primaires arrêtés dans leur développement rhombogénique à la phase où ils sont bourrés de germes agames, et attendant la fin de l'essaimage des infusoriformes pour produire de nouveaux nématogènes primaires. Mais différents faits étaient en contradiction avec cette idée.

D'abord il semble qu'au moment où les Céphalopodes entrent

dans leur phase de maturité sexuelle, tous les nématogènes primaires sans exception, ou presque sans exception, deviennent des rhombogènes.

J'ai trouvé ensuite, aussi bien chez *Dicyema typus* que chez *Dicyema truncatum*, des individus qui sont à la fois rhombogène et nématogène secondaire, en ce sens qu'ils montrent dans une partie du corps un infusorigène à son déclin flanqué d'infusoriformes complètement développés et de morulas ressemblant aux phases embryonnaires des infusoriformes, et dans une autre partie du corps un groupe de germes agames parmi lesquels se montraient déjà des nématogènes primaires en voie d'évolution.

J'ai observé également, comme WHITMAN, des individus dans lesquels, près d'un infusorigène déjà en dégénérescence, se trouvaient des germes agames, et l'on pouvait avoir l'impression que ces germes provenaient de l'infusorigène, mais celui-ci montrait nettement que tout ce qui s'en détachait encore n'était que de véritables œufs subissant la fécondation.

Le fait que le nématogène secondaire n'est qu'un rhombogène entré dans un nouveau stade est encore démontré par une constatation de WHITMAN que je puis confirmer : le nématogène secondaire diffère du nématogène primaire par des caractères rhombogéniques. Il renferme, dans la cellule axiale, outre le noyau végétatif primaire, un certain nombre de noyaux végétatifs secondaires, correspondant à chacun des infusorigènes défunts ; de plus, des cellules périphériques peuvent renfermer à côté de leur noyau principal de petits noyaux accessoires, comme dans un rhombogène.

Il s'agissait donc de découvrir l'origine des germes agames que l'on trouve dans le rhombogène lorsqu'il est devenu nématogène secondaire, ces germes agames, je le répète, ne se détachant pas de l'infusorigène et n'étant pas des oogonies qui n'auraient pas évolué en œufs.

Le phénomène est beaucoup plus intéressant qu'on ne l'avait supposé.

J'ai fini par être intrigué du fait que de part et d'autre des infusorigènes renfermés dans des rhombogènes qui manifestement allaient passer au stade de nématogène secondaire, il y avait un nombre inusité de morulas à diverses phases d'évolu-

tion, sans étapes de transition vers les derniers infusoriformes complètement constitués, c'est-à-dire sans aucune différenciation des blastomères.

D'autres individus m'ont montré mêlés à ces morulas des groupes de cellules germes agames ou des germes agames dispersés (fig. 57).



Fig. 57. — *Dicyema truncatum*, portion de la cellule axiale du nématogène secondaire montrant un infusorigène, un infusoriforme, des morulas et des cellules germes agames. — G. : 600.

Enfin j'ai pu constater nettement que ces germes agames provenaient de la dislocation des morulas et n'étaient que des blastomères dissociés (fig. 58).

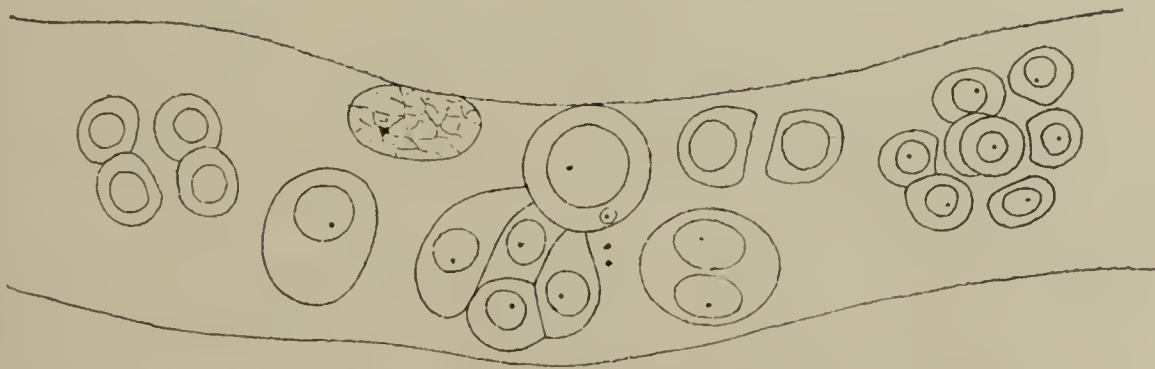


Fig. 58. — *Dicyema truncatum*, portion de la cellule axiale du nématogène secondaire montrant un infusorigène, des œufs avec pronuclei et des embryons en dislocation. — G. : 1250.

Il vient un moment où dans les rhombogènes, les blastomères provenant des œufs fécondés issus des infusorigènes perdent leur cohésion et se séparent les uns des autres. Le phénomène semble dû à une cause extérieure, car il se présente pour ces divers embryons à peu près en même temps, quel que

soit leur degré de développement. C'est ainsi que l'on constate la dislocation de morulas ayant huit ou douze noyaux ou encore davantage, aussi bien que la séparation des blastomères quand l'embryon n'en offre encore que quatre ou même deux. Le noyau des blastomères prend rapidement la constitution des noyaux des germes agames, et les blastomères d'une taille supérieure à celle de ces derniers, continuent à se diviser dans la cellule axiale après leur disjonction.

Nous nous trouvons par conséquent en présence d'un cas remarquable de polyembryonie. Les derniers œufs fécondés de l'infusorigène, au lieu d'évoluer en infusoriformes, sont arrêtés dans leur développement : ils ne dépassent pas le stade de morula ; leurs blastomères se séparent alors et deviennent les germes agames d'où procèdent dans le nématogène secondaire de nouveaux nématogènes primaires.

Il existe donc une nouvelle phase dans le cycle évolutif des Dicyémides, celle de *moruliforme*, comme on pourrait l'appeler, qui assure la permanence du parasite dans son hôte. Elle provient, comme l'infusoriforme, d'un œuf fécondé, et elle donne naissance, par dissociation, à des germes agames.

Ce phénomène explique que les nématogènes secondaires sont bourrés de cellules germes évoluant presque simultanément en de très nombreux embryons ; très fréquemment l'on peut constater que ces germes sont localisés dans la longueur de l'organisme en zones correspondant à l'emplacement des infusorigènes disparus et de leur entourage ; la présence d'un noyau végétatif secondaire de la cellule axiale dans ces zones témoigne de la présence antérieure de l'infusorigène.

Le nématogène secondaire, reconnaissable encore à sa grande taille, ainsi qu'aux nombreux corpuscules résiduels que renferment les cellules périphériques du tronc, meurt très probablement quand tous ses embryons l'ont quitté, car l'on ne retrouve plus ultérieurement dans les reins des Céphalopodes que des nématogènes primaires.

Il n'y a donc point de différence originelle entre un nématogène primaire, un rhombogène ou un nématogène secondaire, puisque le même individu passe par ces trois stades successifs avant de mourir. Le rhombogène est un nématogène primaire qui à un moment donné produit des infusorigènes et qui sert

de matrice aux infusoriformes ; le nématogène secondaire est un rhombogène qui sert de matrice aux moruliformes et aux germes agames qui en procèdent.

X. — EMBRYOGÉNIE DU NÉMATOGÈNE PRIMAIRE.

Malgré les difficultés inhérentes à ce genre de recherches, j'ai tenté d'établir la filiation blastomérique et les particularités de l'embryogénie du nématogène primaire, espérant rencontrer des faits pouvant présenter quelque intérêt. J'ai commencé par *Microcyema vespa*, qui n'offre que dix cellules périphériques, pour m'orienter dans le développement beaucoup plus complexe du *Dicyema truncatum* où le nombre des cellules périphériques est de vingt-deux.

L'embryogénie de ces organismes est singulière, en ce sens qu'il s'agit bien de la segmentation d'une cellule germe agame, mais d'une segmentation dans laquelle les blastomères grossissent au fur et à mesure de leur formation, l'embryon étant nourri par la cellule axiale.

L'on observe bien rarement des cinèses dans les préparations, probablement parce que la division des blastomères se fait avec une grande rapidité ; l'on est aidé cependant dans la découverte de la filiation cellulaire par le fait qu'un blastomère qui va se diviser présente toujours une grosseur inusitée.

A. *Microcyema vespa*. — La cellule mère du nématogène primaire grossit d'abord jusqu'à présenter un diamètre double de celui qu'elle offrait originellement ; puis elle se divise en deux cellules inégales, une petite et une grande (fig. 59). Le



Fig. 59. — *Microcyema vespa*, cellule germe du nématogène primaire s'accroissant et se divisant. — G. : 2000.

fuseau de la division caryocinétique de la cellule est hétéropolaire, comme celui qui caractérise la division de la cellule

interne de l'embryon en première cellule germe et en cellule axiale : les filaments achromatiques du fuseau convergent vers le pôle où se forme le noyau de la petite cellule, et ils restent parallèles d'autre part. Cette différence, à laquelle nous avons attribué antérieurement une autre signification, la considérant comme caractéristique de la formation d'un globule polaire, est donc simplement inhérente à l'inégalité des deux cellules filles.

C'est la petite cellule qui se divise la première : après avoir beaucoup grossi, elle donne deux cellules filles dans un sens perpendiculaire à celui de la première bipartition (fig. 60).

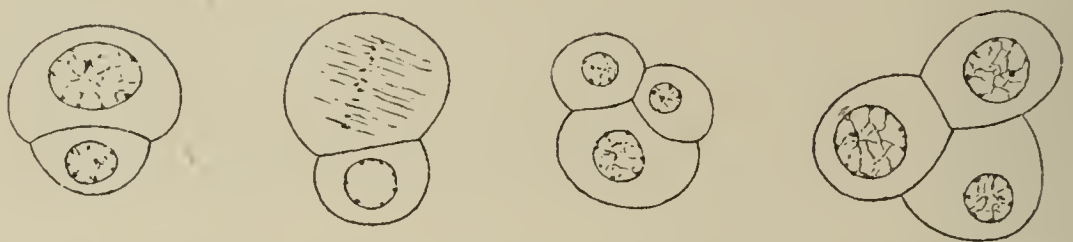


Fig. 60. — *Microcyema vespa*, embryons du nématogène primaire montrant la division de la première cellule périphérique. — G. : 2000.

La cellule qui est restée indivise est la future cellule interne, les deux autres cellules sont les cellules mères des éléments périphériques ; elles restent en contiguité, et pendant qu'elles augmentent de volume pour se diviser, la future cellule interne présente un phénomène très intéressant, sur lequel nous reviendrons plus loin : elle se divise en une cellule définitive et en une toute petite cellule qui ressemble à un globule polaire (fig. 61).



Fig. 61. — *Microcyema vespa*, embryons du nématogène primaire montrant l'expulsion de la cellule abortive. — G. : 2000.

Des deux cellules mères des éléments périphériques, l'une d'elles se divise avant l'autre et dans un sens perpendiculaire à celui de la division antérieure (fig. 62).

A ce moment de l'embryogénie, les trois cellules périphé-

ques surplombent toujours la future cellule interne, celle-ci étant reconnaissable à ce que son noyau ne montre pas de caryosome.

L'autre cellule externe se divise à son tour, et l'on arrive

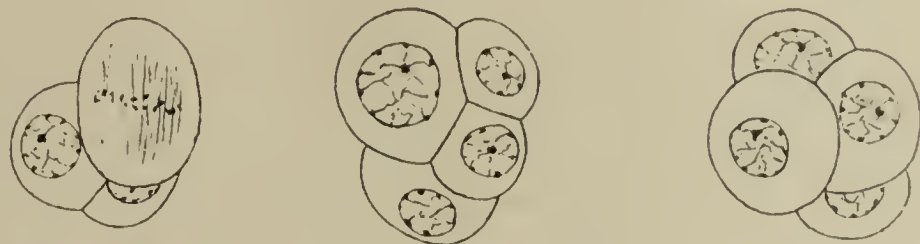


Fig. 62. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire, stades à trois cellules périphériques. — G. : 2000.

alors à un stade avec quatre cellules périphériques disposées en croix et une cinquième cellule qui est la cellule interne (fig. 63). Des quatre cellules externes, il y en a deux plus gros-



Fig. 63. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire, stades à quatre cellules périphériques. — G. : 2000.

ses, ce sont les filles de la cellule qui s'est divisée la première, et deux plus petites, les filles de la cellule qui s'est divisée en second lieu.

L'on constate alors que la future cellule interne s'insinue entre les quatre cellules avec lesquelles elle reste en contact, les deux petites cellules la coiffant en avant, les deux grosses cellules l'enveloppant en arrière, de sorte qu'à un moment donné (fig. 64), l'on se trouve en présence d'un embryon dans



Fig. 64. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire, stades où la cellule interne est enveloppée par quatre cellules périphériques. — G. : 2000.

lequel la cellule impaire est devenue complètement interne ; à la coupe optique elle prend l'aspect d'un quadrilatère.

Des quatre éléments périphériques, les deux grosses cellules postérieures ne se diviseront plus : elles constitueront les deux énormes cellules du tronc ; les deux cellules antérieures plus petites vont donner la tête.

Elles se divisent en effet chacune en deux cellules, mais l'une un peu après l'autre ; des quatre éléments ainsi formés, deux restent dans la position qu'occupaient les cellules mères ; les deux autres vont se placer en croix sur les premières : elles ne se diviseront plus, et constitueront deux cellules propolaires (fig. 65). Les deux cellules sœurs des propolaires subissent

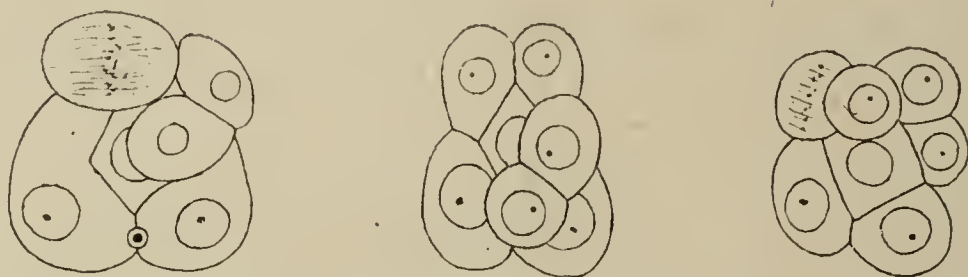


Fig. 65. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire, premiers stades de formation de la tête. — G. : 2000.

encore une bipartition pour donner en arrière les deux cellules parapolaires et en avant deux cellules intercalées entre les parapolaires et les propolaires : ces dernières cellules sont mères de quatre métapolaires, car elles se divisent encore (fig. 66).

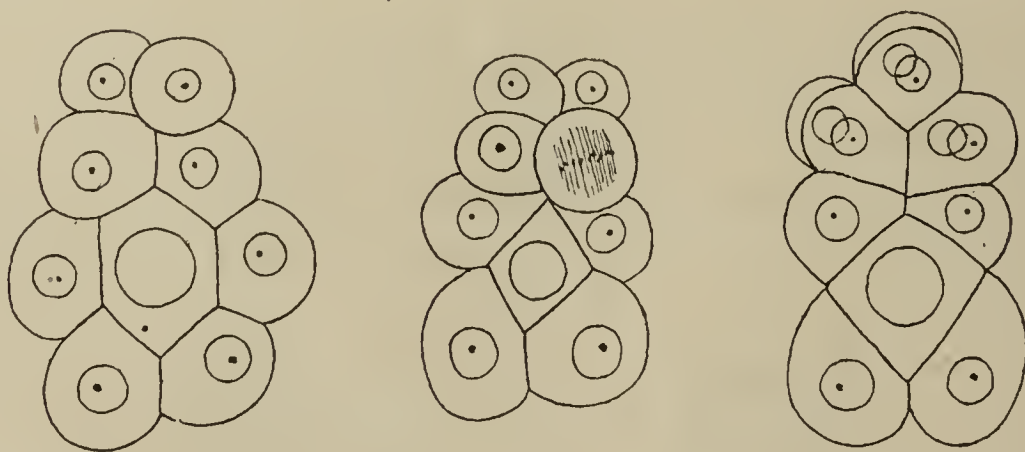


Fig. 66. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire, derniers stades de formation de la tête. — G. : 2000.

La tête s'est donc développée d'arrière en avant, et elle est relativement très grande. L'embryon a désormais le nombre de

cellules définitives, mais la tête se transforme, en ce sens que les cellules parapolaires se renflent, et tendent à entourer la coiffe polaire ; dans celle-ci, deux cellules métapolaires prennent une position latérale, et poussées par les parapolaires, atteignent le niveau des propolaires, formant avec celles-ci une croix ; les deux autres métapolaires croisent les parapolaires (fig. 67).

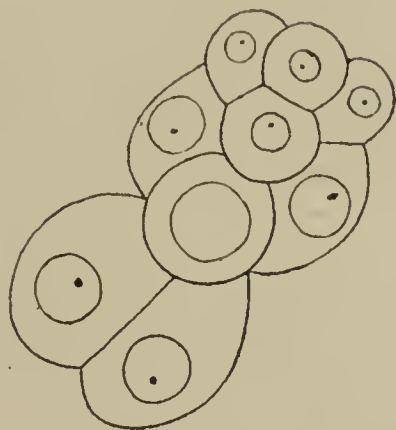


Fig. 67. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire ayant ses dix cellules périphériques. — G. : 2000.

L'interprétation que je donne ici des cellules de la tête de *Microcyema vespa* découle de la comparaison avec l'embryogénie du *Dicyema truncatum* : chez *Microcyema*, les deux cellules du tronc sont homologues aux douze cellules du tronc du *Dicyema truncatum*, les deux grandes cellules enveloppant la tête sont les parapolaires, et il n'y a que deux cellules propolaires au lieu de quatre.

C'est seulement lorsque les dix cellules périphériques sont constituées, que la cellule interne se divise (fig. 68) ; sa mitose offre un fuseau hétéropolaire, comme nous l'avons déjà dit, la partie convergente du fuseau étant dirigée en arrière et correspondant à une petite cellule postérieure, la partie du fuseau à filaments achromatiques parallèles étant antérieure et en rapport avec une cellule fille plus grande, la future cellule axiale. Les deux cellules sont très nettement séparées, mais de même que dans l'infusorigène la première spermatogonie pénètre dans la cellule folliculeuse qui est sa sœur, de même ici la cellule axiale avale la petite cellule qui est la mère de toutes les cellules germes.

Quatre faits importants sont à retenir de cette embryogénie.

1° Des deux cellules mères primitives des cellules périphériques, l'une, qui se divise la première, donnera les deux cellules du tronc, l'autre formera toutes les cellules de la tête au nombre de huit.

2° La cellule interne est recouverte par les cellules du tronc

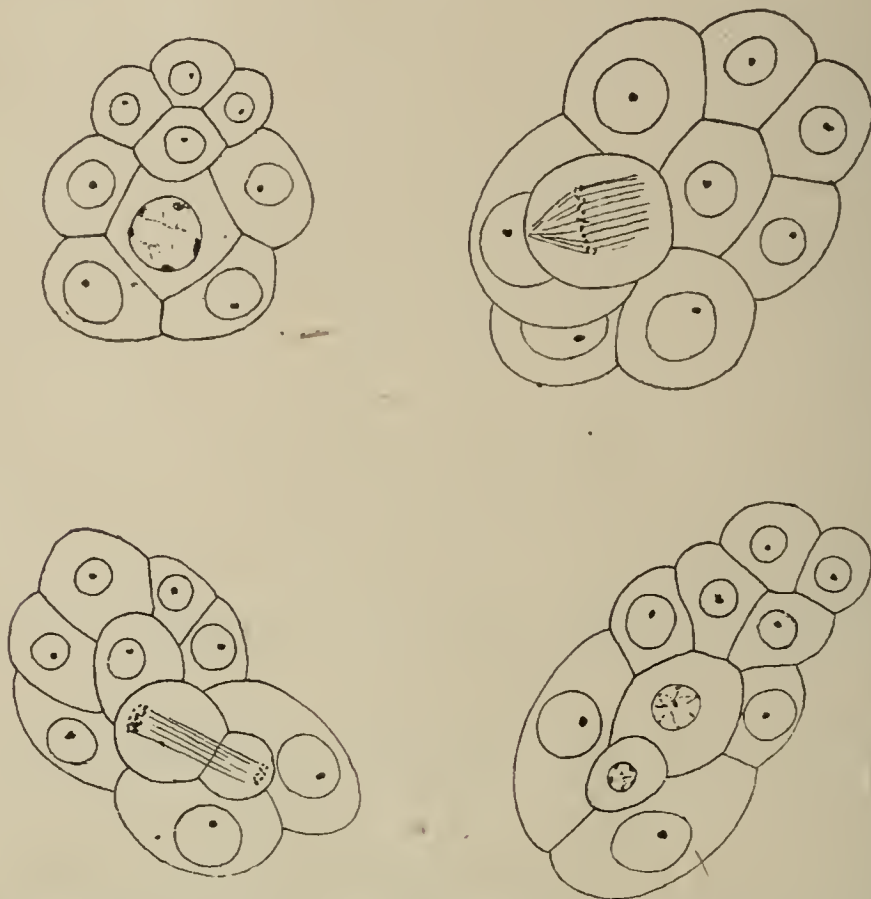


Fig. 68. — *Microcyema vespa*, embryons du nématogène primaire montrant la bipartition de la cellule interne. — G. : 2000.

par un processus ressemblant à une épibolie et qui se manifeste dans un sens perpendiculaire à l'axe morphologique de l'organisme.

3° La cellule axiale et la cellule germe primitive sont des cellules sœurs dont l'une avale l'autre et devient une cellule folliculeuse.

4° Avant cette division de la cellule interne, celle-ci se divise et fournit un élément abortif, le pseudo-globule polaire dont il a été question plus haut.

Ce dernier phénomène est maintenant à considérer.

HARTMANN a vu cet excrément chromophile, qui est une véritable cellule, mais il déclare qu'il n'est point constant ; il l'aurait aperçu une fois sortant d'une cellule périphérique, ce que je n'ai jamais constaté, et il ne lui accorde pas d'importance.

J'ai observé au contraire cet élément près des embryons de tous les nématogènes primaires, qu'ils soient engendrés par le nématogène fondateur ou par d'autres nématogènes primaires, et cela chez toutes les espèces de Dicyémides que j'ai pu étudier. Quand j'ai pu déterminer son origine, j'ai toujours constaté qu'il procédait de la cellule interne primitive, comme on l'a vu plus haut pour le *Microcyema vespa*. Rien de semblable ne s'observe dans l'infusorigène ni dans l'infusoriforme.

A première vue, l'on serait tenté de voir dans cet excrément un globule polaire qui transformerait la cellule interne en œuf parthénogénétique, bien qu'il serait difficile d'expliquer alors la division de cet œuf parthénogénétique en cellule folliculeuse et en œuf définitif.

C'est en effet par une vraie caryocinèse que l'excrément prend naissance, après que le noyau de la cellule s'est porté à la périphérie, et cet excrément est une véritable cellule, extrêmement réduite et finissant par disparaître.

Mais très souvent il arrive que cette petite cellule, qui est quelquefois un peu plus grande, se divise en deux, par mitose également, ce dont l'on pourra se rendre compte dans la figure 64. Dans cette figure, l'on verra aussi que l'excrément sort en général par l'extrémité postérieure de l'organisme, par l'espace situé entre les deux cellules du tronc avant que celles-ci n'aient enveloppé complètement la cellule interne.

L'on pourrait s'imaginer qu'il s'agit d'un globule polaire unique qui s'est divisé en deux.

Mais souvent encore, l'on constate qu'au lieu d'un ou de deux de ces excréments, il y en a trois ou quatre, mais jamais davantage (fig. 69). Ces quatre petites cellules abortives ne peuvent

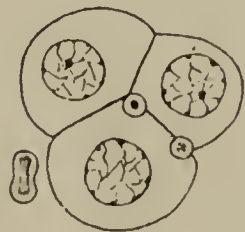


Fig. 69. — *Microcyema vespa*, embryon du nématogène primaire montrant les quatre cellules abortives. — G. : 2000.

provenir que d'un seul élément primitif, car malgré de longues recherches, je n'ai jamais constaté que la cellule interne expulsait deux excréments successifs.

De sorte qu'en somme, la cellule interne primitive a produit en tout six cellules, la future cellule axiale et la première cellule germe d'une part, quatre cellules abortives d'autre part. Il ne peut pas être question de globule polaire dans ces conditions.

Mais souvenons-nous que dans un nématogène fondateur, il y a trois cellules axiales formées chacune d'une cellule folliculeuse qui a avalé une cellule germe primitive, et nous avons donné des raisons pour croire, bien que nous ne connaissions malheureusement pas l'embryogénie de ce nématogène fondateur, que ces six cellules proviennent d'une cellule mère interne unique.

Nous pouvons donc penser que dans l'embryon du nématogène primaire l'excrément représente les deux cellules axiales, c'est-à-dire quatre cellules, qui manquent chez le nématogène primaire, où la cellule axiale est unique.

Loin de n'avoir aucune importance, l'excrément observé par HARTMANN aurait donc une haute signification généalogique.

B. *Dicyema truncatum*. — Le nématogène primaire possède vingt-deux cellules périphériques, dix cellules polaires et douze cellules du tronc, dont deux granuleuses terminales.

L'étude de l'embryogénie de cet organisme confirme les quatre points essentiels relevés dans le développement du nématogène primaire du *Microcyema vespa*, et fournit en outre quelques données intéressantes sur la constitution du tronc.

Les premiers stades sont absolument conformes à ce que nous avons appris à connaître chez *Microcyema*, division de la cellule mère en une petite et en une grande cellule, celle-ci constituant la future cellule interne gonocytaire, l'autre fournissant les vingt-deux cellules périphériques.

La petite cellule se divise en deux éléments dont l'un donnera

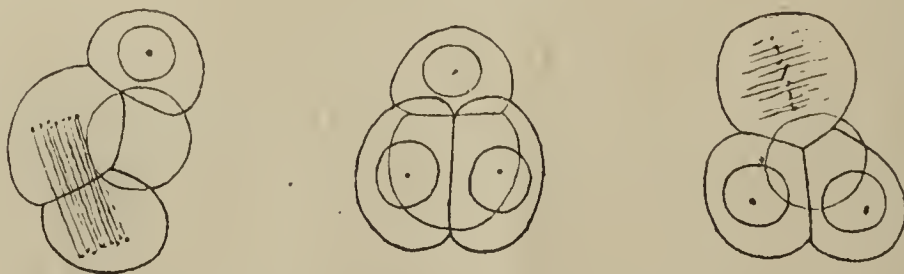


Fig. 70. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à trois cellules périphériques vus dorsalement. — G. : 2000.

les dix cellules de la tête, et l'autre tout le tronc. Cette dernière cellule se divise d'abord, après s'être placée en arrière de l'autre, qui subit alors également une bipartition (fig. 70), de sorte que l'embryon présente à un moment donné quatre cellules périphériques surplombant la cellule centrale. Les deux cellules antérieures, mères de la tête, vont rester au repos en conservant constamment le contact avec la cellule interne qu'elles bordent en avant jusqu'au stade où le tronc sera formé des douze cellules qu'il compte définitivement.

Les deux cellules postérieures se placent obliquement l'une derrière l'autre ; elles se divisent alors à peu près en même temps (fig. 71), l'une ou l'autre pouvant être en avance sur sa



Fig. 71. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à quatre et cinq cellules périphériques vus dorsalement. — G. : 2000.

compagne, bien que ce soit presque toujours l'antérieure ; le résultat est de nous donner un embryon offrant dorsalement trois couples transverses de cellules périphériques (fig. 72). Derrière

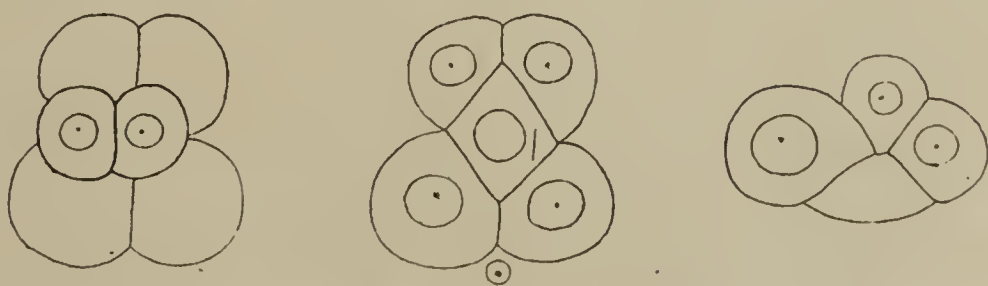


Fig. 72. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à six cellules périphériques, le premier vu du pôle supérieur, le deuxième du pôle inférieur, le troisième du côté droit. — G. : 2000.

le couple de tête, l'on voit disposé obliquement un couple de petites cellules qui ne se diviseront plus et qui sont les cellules dorsales antérieures. En arrière viennent les deux cellules postérieures qui fournissent les dix autres cellules du tronc.

Les cellules dorsales antérieures surplombent les cellules de tête, de sorte qu'elles ont l'air de former l'extrémité supérieure de l'embryon, car les cellules de tête s'inclinent ventralement pour embrasser la cellule centrale; les grandes cellules postérieures s'inclinent aussi ventralement, mais sans rejoindre les cellules de tête, la cellule interne restant encore découverte en dessous, tout en offrant déjà à la coupe optique un aspect losangique qu'elle conservera jusqu'à sa division en cellule germe et cellule folliculeuse. C'est à ce moment que la cellule interne entre en cinèse et expulse la petite cellule abortive (fig. 73). Nous passons alors à un stade à huit cellules périphé-



Fig. 73. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à six cellules périphériques, celui du milieu vu ventralement et montrant l'expulsion de la cellule abortive, les autres vus dorsalement. — G. : 2000.

riques, les deux cellules postérieures s'étant divisées de manière à donner un couple de cellules dorsales postérieures qui continuent à recouvrir la cellule interne, et un couple de cellules terminales (fig. 74). Les cellules dorsales postérieures ne se diviseront plus.

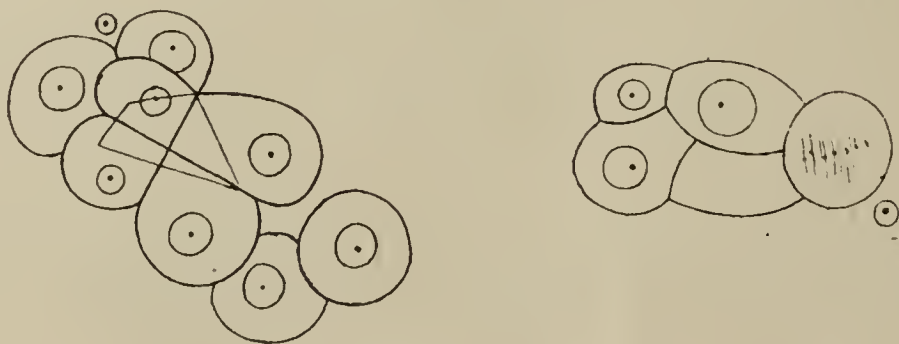


Fig. 74. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à huit cellules périphériques, l'un vu dorsalement, l'autre du côté gauche. — G. : 2000.

L'embryon à huit cellules périphériques montre la cellule

interne flanquée en avant des cellules de tête et en arrière des cellules dorsales postérieures; elle est encore découverte au pôle inférieur. L'extrémité antérieure de l'embryon est toujours occupée par les cellules dorsales antérieures et l'extrémité postérieure laisse voir les deux cellules terminales séparées de la cellule interne par la saillie des cellules dorsales postérieures (fig. 75).

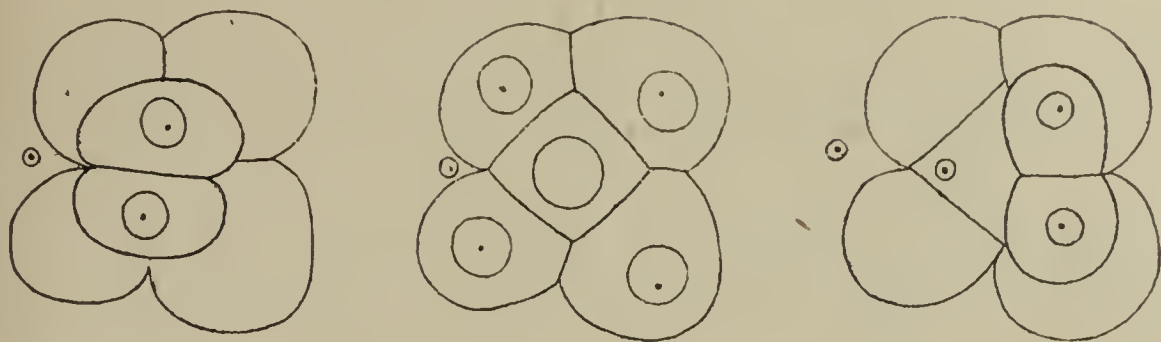


Fig. 75. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stade à huit cellules périphériques, vu du pôle supérieur, en coupe optique médiane, et du pôle inférieur. — G. : 2000.

Les cellules terminales subissent une bipartition, et au stade à dix cellules périphériques, la cellule interne est entièrement recouverte ventralement, car les deux cellules de tête ont été rejointes par deux cellules ventrales qui dérivent de la division des cellules terminales. Dorsalement on aperçoit en avant les cellules dorsales antérieures, puis les deux cellules dorsales postérieures et enfin les nouvelles cellules terminales qui limitent la cellule interne en arrière (fig. 76).

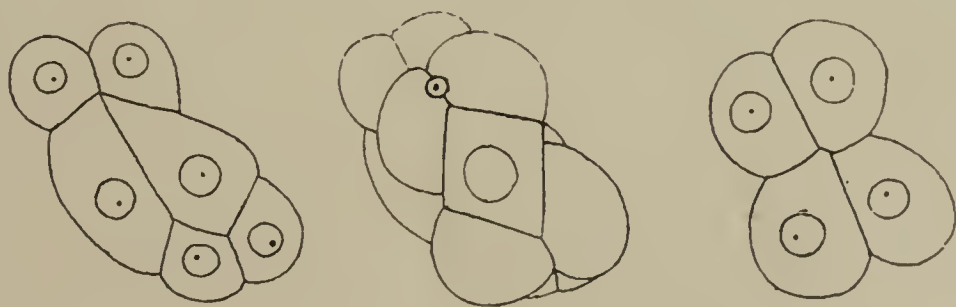


Fig. 76. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stade à dix cellules périphériques, vu dorsalement, en coupe optique médiane, et ventralement. — G. : 2000.

Les blastomères présentent encore à ce moment une disposition symétrique, mais les divisions ultérieures vont se produire obliquement de manière à préparer la disposition spiralée que

les cellules périphériques vont montrer chez l'adulte. Ce sont les deux cellules ventrales qui se divisent les premières (fig. 77), de manière à interposer entre les cellules de tête et les cellules

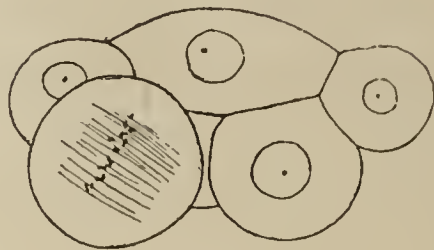


Fig. 77 — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stade à dix cellules périphériques, vu du côté droit. — G. : 2000.

terminales quatre cellules à la face inférieure de l'embryon, lequel compte en tout maintenant douze cellules périphériques (fig. 78).

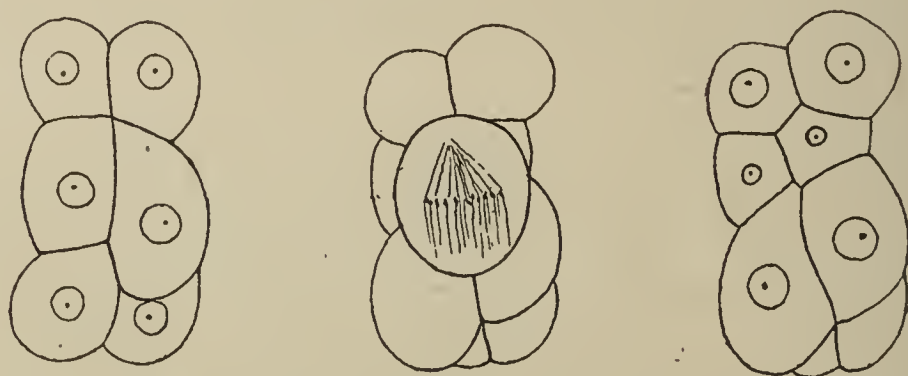


Fig. 78 — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stade à douze cellules périphériques, vu dorsalement, en coupe optique médiane, et ventralement. — G. : 2000.

Des quatre cellules ventrales, les deux cellules antérieures, qui touchent aux cellules de tête, sont bien plus petites que les deux autres, et elles offrent aussi des noyaux de dimension beaucoup moindre. L'intersection des quatre cellules est placée un peu à gauche, et elle correspond au centre de la cellule interne, qui souvent déjà alors entre en division. Le fuseau de la mitose est hétéropolaire, comme chez *Microcyema*, mais ici c'est la cellule germe qui est en avant et la cellule folliculeuse en arrière.

Examinés de profil, les embryons de ce stade montrent des particularités intéressantes (fig. 79). Les éléments abortifs constitués aux dépens de la cellule interne mettent un temps plus ou moins long à être expulsés de l'organisme ; dans les stades anté-

rieurs ils pouvaient encore sortir par un orifice situé ventralement entre les cellules de tête et les cellules ventrales, avant que celles-ci n'aient rejoint la tête ; maintenant, s'ils se sont attardés, ils sortent soit par une lacune placée en arrière, entre les cellules terminales et les cellules ventrales postérieures, soit par un petit orifice situé ventralement et un peu à gauche,

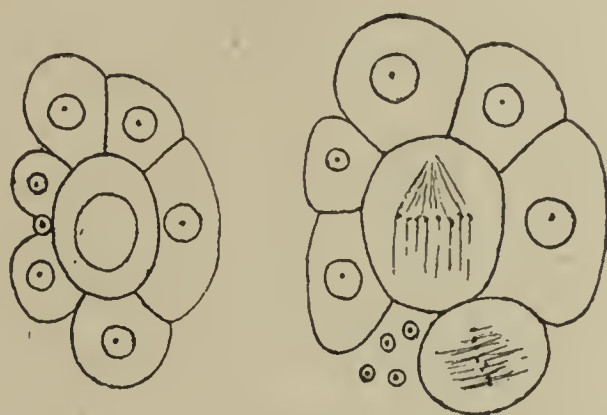


Fig. 79. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stades à douze cellules périphériques, vus du côté gauche. — G. : 2000.

à l'intersection des quatre cellules ventrales. Trois orifices se manifestent donc dans l'embryon : l'un entre la tête et le bord antérieur du ventre, un autre terminal, un troisième en avant et un peu à gauche de la face ventrale.

Les embryons de ce stade deviennent de plus en plus convexes et d'allongés qu'ils étaient, ils passent à une forme plus ou moins sphérique. L'on constate alors que les cellules terminales entrent en cinèse pour donner le stade à quatorze cellules périphériques, stade où le nombre des cellules du tronc est au complet, et où seulement alors se produit la bipartition des cellules de tête (fig. 80). Quand il y a quatorze cellules périphé-

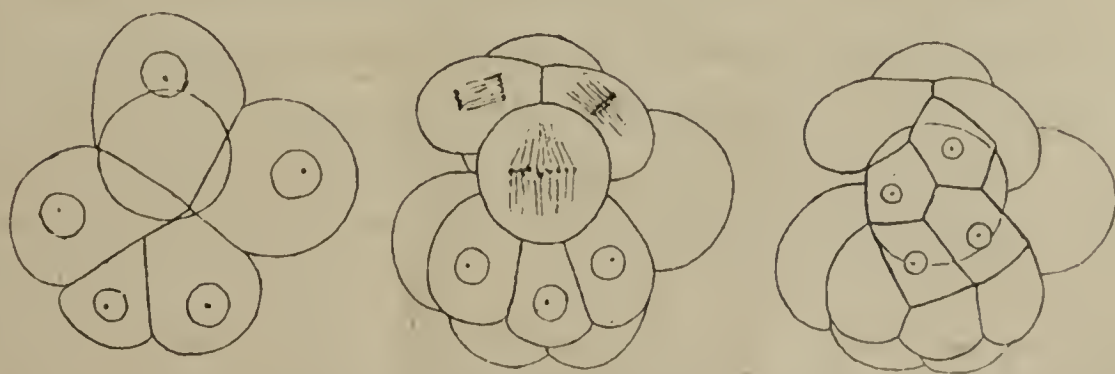


Fig. 80. — *Dicyema truncatum*, embryon du nématogène primaire, stade à quatorze cellules périphériques vu dorsalement, en coupe optique médiane, et ventralement. — G. : 2000.

ques, l'on voit que les cellules terminales, maintenant au nombre de quatre, se sont placées en croix, les deux cellules terminales latérales étant destinées à devenir les cellules granuleuses. Les quatre cellules ventrales sont devenues bien moins inégales. L'on remarquera que les cellules dorsales ont exécuté une rotation qui est de près de 90° pour la cellule dorsale antérieure gauche, maintenant submédiane. L'organisme s'est tordu de gauche à droite, et cette torsion est aussi manifeste ventralement où les cellules de droite tendent à devenir médianes.

Ainsi se trouve déjà préparée la disposition des cellules du tronc de l'adulte, disposition dont il sera question encore plus loin, et qui substitue à une symétrie bilatérale primaire, cette asymétrie spiralée si curieuse du nématogène primaire.

La raison de cette rotation du corps du Dicyémide me paraît pouvoir être comprise de la manière suivante.

Dans l'infusoriforme, comme dans l'infusorigène, les cellules internes, au nombre primaire de trois ou de trois couples, sont disposées transversalement, et ces organismes offrent une symétrie bilatérale parfaite. Dans le nématogène fondateur, il y a trois couples de cellules internes disposées en file, et ce nématogène fondateur est asymétrique, comme le nématogène primaire : celui-ci montre aussi trois couples de cellules internes, le couple définitif et deux couples abortifs, il procède donc du nématogène fondateur, dont il n'est qu'une simplification.

Or si l'on examine les figures que nous avons données plus haut, dans lesquelles on constate chez le nématogène primaire du *Microcyema vespa* (fig. 61) et du *Dicyema truncatum* (fig. 73), l'expulsion de la petite cellule abortive, l'on se rendra compte que la division de la cellule interne première qui donne l'excrément est transversale par rapport à l'axe morphologique de l'organisme. L'on voit même (fig. 69), ce que j'ai pu constater à plusieurs reprises, que les petits couples de cellules abortives se placent de part et d'autre de la cellule centrale, c'est-à-dire que l'ensemble des cellules internes se dispose en travers de l'organisme, absolument comme dans un infusoriforme ou dans un infusorigène. Il est donc évident que dans le nématogène fondateur, dont nous ne connaissons malheureusement pas l'embryogénie, les trois couples de cellules internes doivent

être disposés transversalement avant de se placer en file, et qu'il doit se produire une rotation de 90° du massif interne. Cette rotation doit entraîner celle des cellules périphériques du tronc : de là l'asymétrie secondaire du nématogène fondateur et de son dérivé, le nématogène primaire.

Toutes les cellules du tronc de notre embryon étant maintenant constituées, nous allons assister à la formation de la tête aux dépens de ces deux cellules coiffant l'extrémité antérieure de la cellule interne, cellules filles de l'un des éléments issus de la première bipartition de l'unique cellule périphérique originelle.

La tête évolue absolument comme celle du nématogène primaire du *Microcyema vespa* ; elle comprend aussi trois segments, un segment parapolaire, un segment métapolaire et un segment propolaire, qui naissent d'arrière en avant, la première bipartition donnant deux cellules propolaires, la seconde deux cellules métapolaires et les deux cellules parapolaires. Les cellules métapolaires se divisent ensuite de manière à en fournir quatre, et, contrairement à ce que l'on observe chez *Microcyema vespa*, les cellules propolaires subissent aussi une bipartition, de sorte que la tête est formée en tout de dix cellules.

Les deux premières cellules propolaires se placent d'abord ventralement et transversalement en avant des deux cellules dont elles proviennent, puis elles se disposent en croix entre celles-ci ; les deux premières cellules métapolaires sont également d'abord placées transversalement en arrière des premières cellules propolaires. Quand la tête compte six cellules, elle rappelle ce qui la représente chez l'infusoriforme, où les quatre petites cellules qui forment le couvercle de l'urne, cellules périphériques, comme l'a reconnu HARTMANN, contrairement à l'opinion d'ED. van BENEDEN, sont les homologues des cellules propolaires et métapolaires, et les deux énormes cellules, renfermant les gros corpuscules réfringents, sont les cellules parapolaires.

Quand les quatre cellules propolaires sont formées, elles se disposent en croix sur les métapolaires, et elles conservent cette position chez l'adulte. C'est donc là un caractère primitif chez les Dicyémides, et par conséquent ce que l'on observe

chez les autres *Dicyema* et dans le nématogène fondateur de *Microcyema*, où les cellules propolaires n'alternent pas avec les cellules métapolaires, est secondaire. *Dicyema truncatum* de la Seiche est donc le plus archaïque des Dicyémides, comme *Microcyema vespa* est le plus évolué.

La cellule dorsale gauche, devenue médiane et antérieure, a une situation très avancée par rapport à la cellule ventrale antérieure droite devenue également médiane; c'est donc très probablement elle qui sépare les deux cellules parapolaires dans les nématogènes fondateurs du *Microcyema vespa* et du *Dicyema truncatum*, et cette troisième cellule parapolaire doit par conséquent bien être dorsale, comme nous l'avons supposé. C'est vraisemblablement aussi la même cellule qui forme la cinquième cellule métapolaire, également dorsale, dans le genre *Dicyemennaea*.

Mais dans le nématogène primaire des *Dicyema* et du *Microcyema vespa*, les cellules parapolaires restent en contact dorsalement, et elles s'étendent ventralement pour embrasser par dessous la coiffe polaire.

L'ensemble de la tête, d'abord incliné vers la face ventrale, se relève et subit une croissance considérable, de manière à former à l'extrémité antérieure de l'organisme une colonne qui atteint plus de la moitié de la longueur du corps et qui contraste fortement avec l'aspect qu'elle a à un stade plus avancé et surtout chez l'adulte (fig. 81).

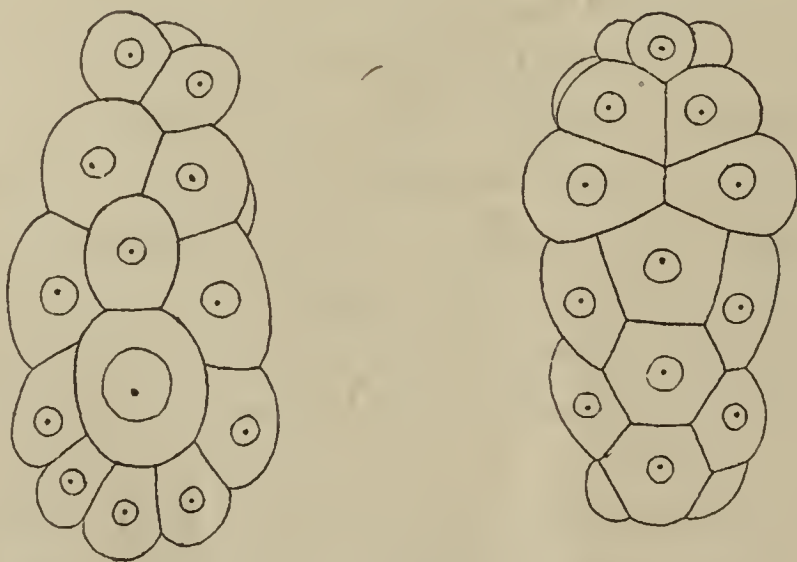


Fig. 81. — *Dicyema truncatum*, embryons avancés du nématogène primaire à deux stades successifs, le premier vu en coupe optique frontale, le second dorsalement. — G. : 2000.

L'on peut constater que la limite de la tête et du tronc se trouve un peu au delà du niveau de la limite de séparation de la première cellule germe et de la future cellule axiale, et que la cellule germe est coiffée par les quatre cellules métapolaires. L'on remarquera également la grosseur temporaire des quatre cellules propolaires.

Cette tête est une véritable trompe avant de devenir un suçoir. Plus tard en effet, la coiffe polaire prend peu à peu des caractères définitifs tout différents.

Le tronc s'allonge, tandis que la tête se raccourcit. Les cellules périphériques du tronc montrent déjà peu à peu la disposition qu'elles ont chez l'adulte ; dorsalement, il y a trois cellules médianes, en file dirigée un peu vers la gauche, tandis que ventralement la même file est dirigée un peu vers la droite. A ce caractère l'on peut distinguer le dos du ventre chez l'adulte. La file dorsale est formée de la cellule dorsale antérieure gauche, de la cellule dorsale postérieure gauche et de la cellule terminale médiane dorsale ; la file ventrale comprend la cellule ventrale antérieure droite, la cellule ventrale postérieure droite et la cellule terminale médiane ventrale. La rangée des cellules latérales de gauche est constituée par les deux cellules ventrales gauches et par la cellule granuleuse terminale gauche, la rangée des cellules latérales de droite par les deux cellules dorsales droites et par l'autre cellule granuleuse.

Le tronc s'allongera encore beaucoup dans la suite, cet allongement portant principalement sur la partie moyenne, et la disposition spiralée des cellules s'accentuera aussi davantage, les rapports entre les cellules étant toutefois conservés.

C. Considérations générales. — Des faits aussi suggestifs que ceux qui nous ont été révélés par l'embryogénie du nématogène primaire peuvent se passer de longs commentaires : les Dicyémides ne sont ni des Sporozoaires, comme le croyait P. J. VAN BENEDEN, ni des Mésozoaires, ainsi que l'a soutenu ED. VAN BENEDEN, ni des Cœlentérés, des Planuloïdes, opinion que HATSCHEK a émise à cause de leur ressemblance factice avec la planula, mais bien des Vers. Nos embryons passent en effet par un stade rappelant la larve trochophore, dans lequel les diverses parties du corps sont réduites au nombre minimum de cellules, et nous pouvons traduire maintenant en langage

métazoologique ce que nous avons exposé jusqu'ici le plus impartialement possible.

La segmentation donne une cellule ectodermique et une cellule endodermique ; celle-ci est exclusivement mère de gonocytes et de gonocytes transformés en cellules folliculeuses ; il n'y a donc ni entéroderme ni mésoderme ni mésenchyme, et l'endoderme n'est représenté que par les cellules reproductrices.

L'ectoderme est formé de deux régions qui dérivent chacune d'une cellule unique : le prosome ou lobe préoral, constitué de trois segments comme celui des Polychètes, et le métasome ou tronc.

Le tronc se développe, comme le lobe préoral d'ailleurs, d'arrière en avant : il est formé d'un grand segment antérieur plus étendu et plus convexe dans sa partie dorsale, et d'un petit segment terminal, l'un et l'autre prenant chacun naissance aux dépens d'un seul couple de cellules.

La cellule endodermique est recouverte par les cellules ventrales d'arrière en avant, par épibolie, et le blastopore se ferme aussi d'arrière en avant. Il en subsiste temporairement un reste, la bouche, située ventralement contre le lobe préoral. Un anus se trouve également d'une manière temporaire à l'extrémité postérieure.

Ce sont bien là les caractères de la trochophore ; l'infusoriforme a d'ailleurs tout à fait la structure d'une trochophore sans bouché ni anus ; les cellules parapolaires qui s'étendent ventralement de manière à entourer l'emplacement virtuel de la bouche, représentent le système nerveux.

Pour découvrir à quel type de Vers se rattachent les Dicyémides, il faut combiner ce qu'ils nous ont appris avec ce que nous connaissons des Orthonectides, lesquels en sont évidemment les ancêtres.

Le groupe a été rapproché des Trématodes, par LEUCKART d'abord, puis sous le nom d'Aneuriens par RAPHAEL BLANCHARD, ou de Mionhelminthes par PAGENSTECHER. Nous avons déjà eu l'occasion de dire que cette opinion est insoutenable, vu les mœurs et la ciliation des Orthonectides adultes, leur sexualité et leur dimorphisme sexuel considérable ; l'embryon des Dicyémides vient d'ailleurs confirmer cette manière de voir, car de

même que chez les Orthonectides mâles, le lobe préoral prend chez eux un énorme développement.

La femelle des Orthonectides a un pore génital situé ventralement un peu en avant du milieu de la longueur du corps et un peu à gauche ; nous avons retrouvé un orifice vraisemblablement homologue dans l'embryon du nématogène primaire du *Dicyema truncatum*, un peu à gauche et en avant, sur la face ventrale. La position de cet orifice montre que les Mésogoniens, comme DELAGE et HÉROUARD appellent l'ensemble des Orthonectides et des Dicyémides, ne peuvent pas descendre des Rotifères, opinion exprimée par GIARD, ni des Dinophiliens, rapprochement indiqué par METSCHNIKOFF, les uns et les autres de ces Vers montrant d'ailleurs, outre un orifice génital ventral médian subterminal, un lobe préoral court et une spécialisation excessive dans un sens différent.

Un orifice génital situé ventralement en avant du milieu du corps et à côté de la ligne médiane, se présente chez les Echiuriens du genre *Bonellia*, et il se fait précisément que le mâle microscopique de *Bonellia*, mâle parasite dans l'œsophage de la femelle quand il est jeune, pénétrant dans l'orifice de ponte quand il est adulte, présente une analogie frappante avec les Orthonectides. Il est entièrement cilié, superficiellement segmenté, et il émet ses spermatozoïdes par l'extrémité antérieure du corps, absolument comme le mâle des Orthonectides émet ses produits génitaux par le lobe préoral après s'être rapproché au préalable de l'orifice reproducteur de la femelle qui est énormément plus grande que lui. Il est probable que le pore sexuel du mâle de *Bonellia* est situé à l'extrémité du lobe préoral enroulé en tube au-dessus de l'emplacement de la bouche qui est absente, absolument comme chez les Orthonectides et les embryons des Dicyémides le lobe préoral forme au-dessus de la bouche virtuelle une trompe.

Et tout s'éclaire, car les glandes génitales de *Bonellia* sont formées dans les deux sexes de follicules d'où l'on peut aisément faire dériver par réduction ceux des Mésogoniens. En outre la larve des Echiuriens ressemble plus que toute autre trochophore à l'infusoriforme des Dicyémides (celle du mâle de *Bonellia* n'a même plus ni bouche ni anus), et cette larve montre dans l'ectoderme la segmentation que l'on retrouve chez les Orthonec-

tides. Le grand segment antérieur que nous avons reconnu exister dans l'embryon du nématogène primaire du *Dicyema truncatum* a la valeur morphologique de toute la partie de la larve des Echiuriens située entre le lobe préoral et le segment terminal, car il porte le pore génital temporaire ; il est donc formé, comme le métasome de la trochophore des Echiuriens, de plusieurs segments réunis.

Nous considérons donc définitivement les Orthonectides et les Dicyémides comme étant des Echiuriens ; ils dérivent vraisemblablement du genre *Bonellia*, par transfert au sexe femelle des mœurs parasitaires de la larve du mâle et des caractères de simplification que ce dernier présente à l'état adulte.

XI. — LE PARANUCLÉUS DE WHITMAN.

L'étude de l'embryogénie du nématogène primaire m'a révélé certaines différences importantes d'avec l'évolution de l'infusorigène.

L'on voit bien de part et d'autre la cellule mère se diviser en deux cellules inégales dont la petite donne les cellules périphériques et la grande la cellule axiale et son contenu ; l'identité de ces phénomènes a été admise.

Mais dans l'infusorigène, les deux cellules filles de la petite cellule, c'est-à-dire les deux premières oogonies, s'écartent l'une de l'autre, et elles vont se placer à droite et à gauche de l'axe morphologique de l'organisme, tandis que dans le nématogène primaire, elles se placent l'une derrière l'autre et ne se séparent point.

De plus, alors que dans l'infusorigène, la grande cellule ne se divise qu'une seule fois, pour donner la première spermatogonie et la cellule axiale qui sert de follicule à la spermatogénèse, dans le nématogène primaire, la grande cellule, avant de se diviser en la première cellule germe et la cellule axiale, follicule des embryons, se divise de bonne heure en deux autres cellules : la grande cellule interne et une toute petite cellule qui elle-même donne par deux bipartitions successives quatre cellules abortives. Dans l'infusorigène, la grande cellule ne produit donc que deux cellules embryonnaires, tandis que dans

le nématogène primaire elle donne naissance en tout à trois couples de cellules, et nous avons cru pouvoir homologuer ces six cellules aux six cellules internes du nématogène fondateur.

Voilà donc deux différences frappantes qui m'ont engagé à faire de nouvelles recherches sur l'embryogénie de l'infusorigène. Celles-ci m'ont démontré que l'infusorigène ne produit certainement pas de cellules abortives comme celles que j'ai observées dans le nématogène primaire, mais j'ai fini par découvrir un fait essentiel qui m'avait échappé.

Ainsi que je l'ai rappelé antérieurement, WHITMAN, se fondant sur une observation unique et d'ailleurs incomplète, avait admis que la cellule mère de l'infusorigène expulsait un globule polaire, et que le noyau de ce globule polaire, le paranucléus, devenait un noyau végétatif secondaire que l'on observe dans la cellule axiale près de chaque infusorigène. HARTMANN a nié ce phénomène, et n'ayant rien constaté qui vint confirmer les vues de WHITMAN, je m'étais rallié à l'opinion du savant berlinois.

De meilleures préparations et des investigations prolongées m'ont montré que WHITMAN avait parfaitement raison, sauf dans l'interprétation du fait qu'il a découvert. Voici ce que j'ai observé chez *Dicyema typus* et chez *Dicyema truncatum*.

L'on trouve dans les rhombogènes deux sortes de grosses cellules germes, les unes légèrement fusiformes, les autres arrondies; j'avais pensé qu'il s'agissait de deux phases successives dans l'évolution de la cellule mère de l'infusorigène.

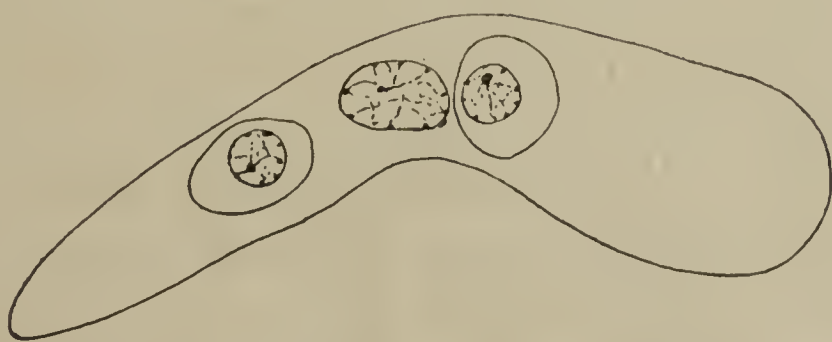


Fig. 82. — *Dicyema typus*, cellule axiale de rhombogène avec deux cellules mères d'infusorigènes. — G. : 4000.

C'est la cellule fusiforme qui est la véritable cellule originelle, la cellule arrondie, d'où procède l'infusorigène, étant fille de la première.

Le très jeune rhombogène de la figure 82 montre dans la

cellule axiale, outre le noyau végétatif, deux de ces cellules germes fusiformes, et rien de plus.

Dans la cellule axiale d'un autre rhombogène très jeune (fig. 83), l'on observe une cellule germe arrondie contre le



Fig. 83. — *Dicyema typus*, cellule axiale de rhombogène avec cellule mère définitive d'infusorigène et paranucléus. — G. : 1000.

noyau végétatif, et près d'elle un noyau végétatif secondaire, le paranucléus de WHITMAN. L'aspect du noyau de la cellule germe témoigne qu'elle vient de se diviser.

La cellule axiale d'un troisième rhombogène (fig. 84), nous

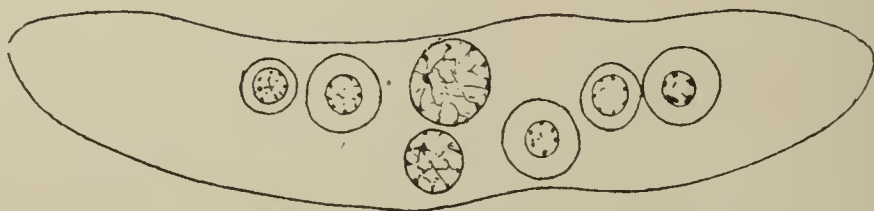


Fig. 84. — *Dicyema typus*, cellule axiale de rhombogène avec trois couples de blastomères d'infusorigènes disjoints. — G. : 1000.

présente trois couples d'éléments dont deux sont constitués chacun de deux cellules inégales à noyaux sortant de mitose ; dans le troisième couple, la petite cellule est remplacée par un paranucléus.

Ces faits semblent indiquer que la cellule fusiforme se divise en une grande et en une petite cellule ; la grande cellule est la mère de l'infusorigène ; le noyau de la petite deviendrait le paranucléus. C'est bien ce qui se passe.

En effet, la cellule fusiforme, qui résulte de la croissance d'une cellule germe ordinaire entre en cinèse et se divise complètement en deux cellules inégales. La petite cellule se détache de la grande et son noyau se gonfle, le cytoplasme, qui devient très clair, finissant par être réduit à rien : le paranucléus est ainsi formé, prenant immédiatement l'aspect en petit du noyau végétatif de la cellule axiale dans laquelle il acquiert droit de

citée (fig. 85). L'on remarquera la différence entre la division en deux cellules inégales de la cellule fusiforme, véritable mère de l'infusorigène, et la bipartition, également en deux cellules inégales, de la cellule ronde d'où l'infusorigène procède après l'élimination de la petite cellule dont le noyau devient le paranucléus.

C'est évidemment ce phénomène que WHITMAN a observé une fois en partie. Le paranucléus se retrouve à côté de chaque infusorigène, et si l'on ne constate pas toujours sa présence,

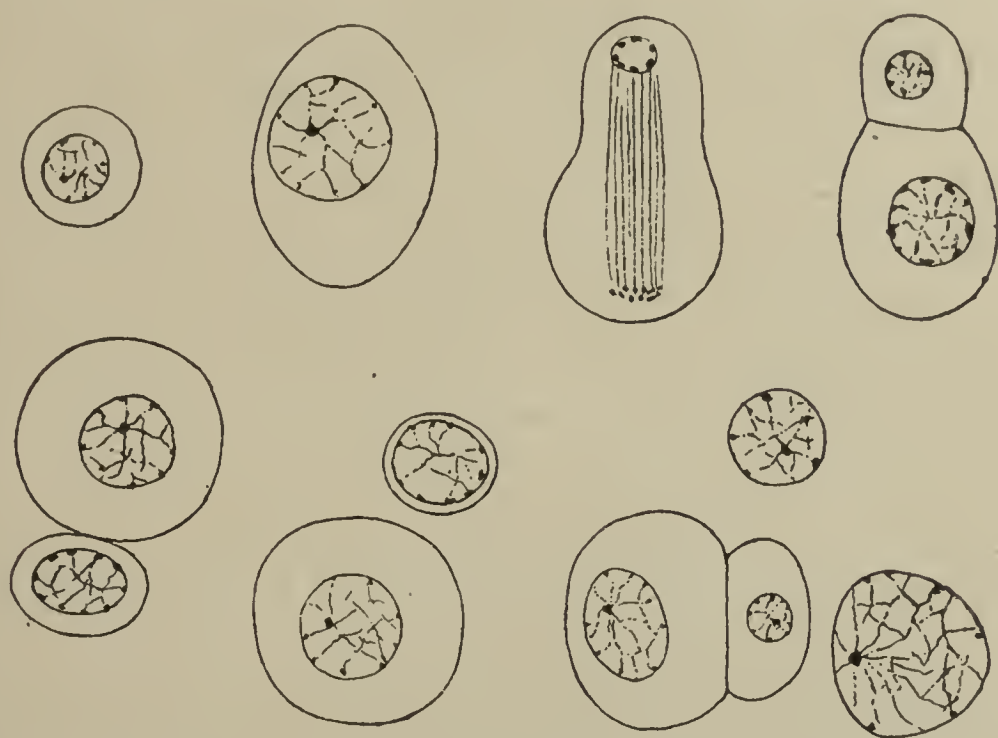


Fig. 85. — *Dicyema typus*, formation du paranucléus. — G. : 2000.

comme HARTMANN et moi-même l'avons affirmé, c'est qu'il est parfois bien difficile à apercevoir ou qu'il a accidentellement disparu. Il y a quelquefois un plus grand nombre de paranucléus que d'infusorigènes, quand l'un ou l'autre de ceux-ci ont dégénéré sans laisser d'autre trace.

Chez *Microcyema vespa*, il n'y a pas de paranucléus à côté des infusorigènes dans le rhombogène, le noyau de la cellule axiale, laquelle n'a pas comme chez les *Dicyema* la forme d'un long cylindre, étant relativement énorme.

L'absence apparente du paranucléus chez *Microcyema vespa* est due à la réalisation d'un stade d'évolution plus accentué.

Les grosses cellules rondes que j'ai représentées comme étant les cellules mères des infusorigènes du *Microcyema vespa*, procèdent d'une cellule fusiforme de dimensions bien moindres;

un bourgeon se forme, en même temps que le noyau se divise par caryocinèse, mais il n'y a qu'un simulacre de bipartition du cytoplasme en deux cellules inégales : le bourgeon ne se détache pas, et le noyau reste en place, il se résoud en chromidies, sa position antérieure se trahissant par la présence de cette vacuole dont j'ai signalé l'existence. Les chromidies se répandent dans le cytoplasme de la cellule qui s'arrondit et qui subit alors un grand accroissement de volume (fig. 86).

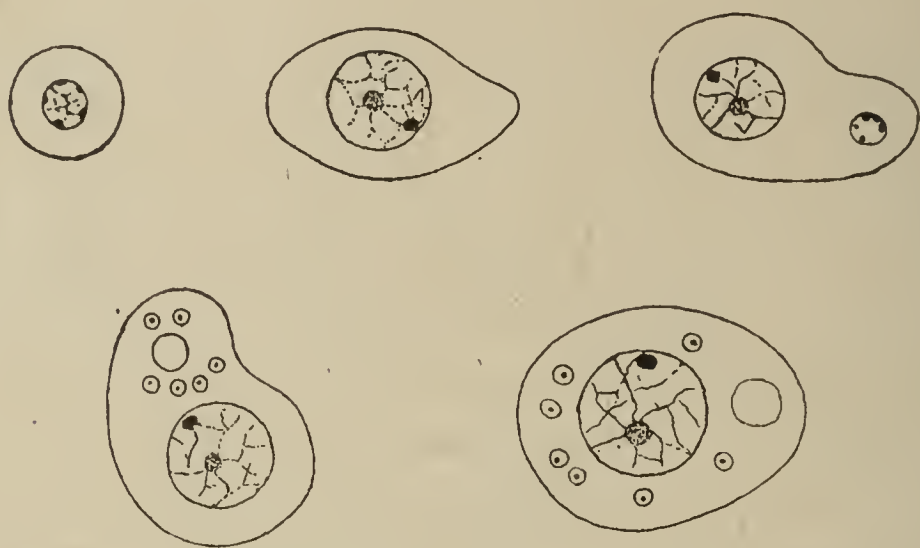


Fig. 86. — *Microcyema vespa*, transformation de la cellule mère de l'infusorigène. — G. : 2000.

C'est vraisemblablement au fait que le paranucléus ne sort pas de la cellule, mais y forme des chromidies, qu'est dû le volume considérable de la cellule d'où procède l'infusorigène chez *Microcyema vespa*, cette cellule pouvant être beaucoup plus grande que les œufs produits par l'infusorigène (fig. 87).



Fig. 87. — *Microcyema vespa*, cellule mère définitive de l'infusorigène et œuf. — G. : 2000.

Il faut attribuer probablement cette croissance exceptionnelle, exigeant la durée relativement longue que j'ai mentionnée, au

travail exécuté par cette seconde énergide nucléaire qui chez les *Dicyema* se maintient dans la cellule axiale près de l'infusorigène ; le paranucléus de *Microcyema*, interne et éphémère, sert à la nutrition de la cellule mère de l'infusorigène, cellule qui devient énorme, alors que le paranucléus des *Dicyema*, externe et permanent, entretient la nutrition de l'infusorigène même.

Quelle signification morphologique faut-il attribuer à la cellule dont le noyau devient le paranucléus ? WHITMAN croyait à l'expulsion d'un globule polaire et cette opinion n'est pas absolument injustifiable, mais il y a une autre explication qui paraît pouvoir être d'autant mieux adoptée qu'elle fait rentrer dans l'ordre des choses naturelles une particularité à juste titre étonnante des Dicyémides : les œufs produits par l'infusorigène seraient, comme tous les auteurs l'ont admis, à contre-cœur, mais sans sourciller, le résultat de la transformation des cellules périphériques, donc de l'ectoderme.

Reprenons en effet la comparaison de l'embryogénie du nématogène primaire et de l'infusorigène : la cellule mère du nématogène se divise en une petite cellule qui donnera les cellules ectodermiques et en une grande cellule gonocytaire endodermique ; la cellule mère de l'infusorigène se divise en une petite cellule qui s'en détache chez les *Dicyema*, qui est résorbée chez *Microcyema*, et en une grande cellule produisant tout l'infusorigène et se conduisant absolument comme la cellule gonocytaire du nématogène, car elle subit comme celle-ci deux bipartitions successives. Qu'est-ce à dire, si ce n'est que dans l'infusorigène la petite cellule dont le noyau devient le paranucléus est l'homologue de la cellule mère de toutes les cellules ectodermiques du nématogène, et que l'infusorigène lui-même ne procède tout entier que d'une cellule homologue à la cellule gonocytaire du nématogène, par conséquent que les œufs de l'infusorigène ne sont nullement ectodermiques. L'infusorigène est un nématogène dépouillé de son ectoderme, il est purement d'origine endodermique.

Cette conclusion est confirmée par la comparaison que nous pouvons faire de la constitution de l'endoderme dans les diverses phases des Dicyémides.

Chez le nématogène fondateur, il y a six cellules endodermiques constituant trois couples formés chacun d'une cellule

folliculeuse et d'un gonocyte ; nous devons évidemment admettre que cet ensemble procède d'une cellule mère qui s'est d'abord divisée en deux cellules filles, l'une qui a formé un couple, l'autre qui après une nouvelle bipartition a donné naissance aux deux autres.

Dans le nématogène primaire, la cellule gonocytaire se divise en une grande cellule qui produit un couple formé d'une cellule folliculeuse et de la cellule mère des germes agames, et une très petite cellule qui se divise elle-même pour donner deux couples de cellules abortives.

Chez l'infusorigène, la cellule mère, purement endodermique, se divise en une grande cellule qui produit un couple formé d'une cellule folliculeuse et de la cellule mère des spermatozoïdes, et en une petite cellule qui se divise elle-même pour donner deux couples d'oogonies premières. La cellule folliculeuse spermatique et la perte des cellules ectodermiques rendent inutiles la formation de cellules folliculeuses pour les œufs.

Nous pouvons poursuivre cette homologie des cellules endodermiques jusque dans l'infusoriforme, car l'urne de celui-ci est également formée par trois cellules dérivant d'une seule cellule primordiale, les deux cellules enveloppantes de l'urne et le contenu de l'urne : ce contenu provient d'une troisième cellule qui produit les quatre follicules.

Cet ensemble de faits vient donc à l'appui de la manière de voir en le paranucléus le noyau des cellules ectodermiques de l'infusorigène, et par conséquent ce paranucléus aurait une bien plus grande importance que celle d'un globule polaire.

J'avais fait l'hypothèse que les noyaux végétatifs secondaires de la cellule axiale du rhombogène résultaient d'un bourgeonnement du noyau végétatif primaire : il n'en est donc rien. J'ai aussi, par analogie, été amené à considérer que les petits noyaux secondaires que l'on observe dans certaines cellules ectodermiques du rhombogène à côté du noyau primaire et qui ont la même physionomie que ce dernier, étaient également le résultat d'un bourgeonnement. Ils ont en réalité une toute autre origine.

L'on voit de ces noyaux supplémentaires très fréquemment dans les cellules ectodermiques du tronc du rhombogène du

Dicyema typus (fig. 88), plus rarement chez *Dicyema truncatum* et jamais chez *Microcyema vespa*.

WHEELER et HARTMANN ont cru qu'il s'agissait de cellules germes du rhombogène ayant passé de la cellule axiale dans les cellules périphériques. Je n'avais pu me rallier à cette hypothèse, d'une part parce que je n'avais pas pu constater le pas-



Fig. 88. — *Dicyema typus*, cellules périphériques du tronc du rhombogène avec noyaux secondaires. — G. : 600.

sage en question, d'autre part et surtout parce que ces noyaux secondaires ne sont pas entourés d'une enveloppe cytoplasmique distincte du cytoplasme de la cellule ectodermique qui les renferme. Ils ont la grandeur des cellules germes, mais la structure du noyau principal.

J'ai fini cependant par observer que des cellules germes étaient étroitement appliquées contre la paroi interne de cellules ectodermiques du rhombogène, près du noyau de celles-ci, comme si ce dernier les attirait. J'ai constaté leur entrée et leur présence dans ces cellules (fig. 89), de sorte que la manière de voir de WHEELER est correcte. Il se passe alors pour ces cellules germes émigrées un phénomène exactement comparable à celui qui donne lieu à la présence du paranucléus dans la cellule axiale : le noyau se gonfle en même temps que le cytoplasme devient tout à fait hyalin, et ce cytoplasme s'amincissant au fur et à mesure que le noyau grandit, finit par ne plus être distinct ; le noyau, acquérant le volume de la cellule qui le contenait, semble absorber le cytoplasme et étendre sa masse

jusqu'à la périphérie de ce dernier. Il est probable que ces noyaux de renfort viennent augmenter la puissance des cellules ectodermiques du tronc du rhombogène dans l'accumulation qu'elles font de ces corpuscules réfringents, vraisemblablement des grains d'excrétion, qui finissent par les gonfler de manière à les faire ressembler à des bosses de polichinelle. Pendant la

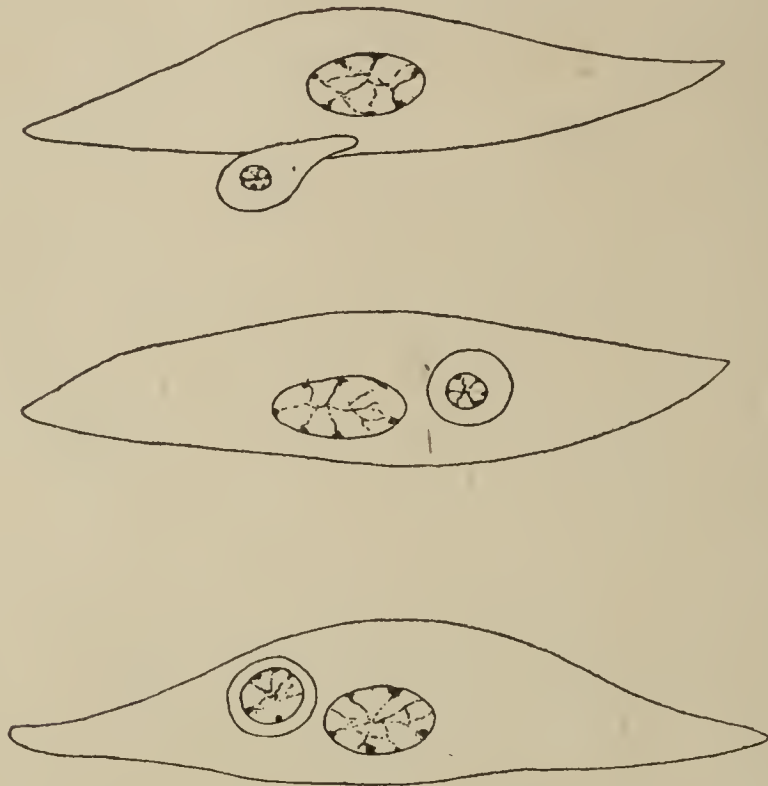


Fig. 89. — *Dicyema typus*, immigration de cellules germes dans des cellules périphériques du tronc du rhombogène. — G. : 1250.

phase rhombogénique, les cellules ectodermiques du tronc constitueraient donc un rein d'accumulation.

Les cellules germes qui pénètrent ainsi dans les cellules périphériques ne sont pas des cellules germes ordinaires : elles sont relativement grandes, et elles offrent beaucoup de cytoplasme. Ce sont vraisemblablement des cellules mères d'infusorigènes arrêtées dans leur développement par la concurrence que leur font les germes d'infusorigènes qui ont eu la chance d'évoluer un peu plus tôt. Ces cellules migratrices sont probablement en nombre moindre chez *Dicyema truncatum* que chez *Dicyema typus*, parce que chez *Dicyema truncatum* le rhombogène contient en général plus d'infusorigènes que chez *Dicyema typus*. S'il n'y en a pas chez *Microcyema*, c'est peut-être à cause de la forme de la cellule axiale du rhombogène, de

l'existence de deux cellules du tronc seulement et de l'attraction moindre que peuvent exercer les noyaux de celles-ci sur les cellules germes.

Le rhombogène des *Dicyema* présente donc à considérer trois sortes de gonocytes : des cellules germes qui grossissent beaucoup et qui évoluent en infusorigènes, des cellules germes qui grossissent un peu et qui passent dans les cellules ectodermiques, enfin des cellules germes qui restent petites et qui dégénèrent, jouant probablement un rôle comparable à celui de cellules vitellogènes.

Les petites cellules germes dont le destin est de disparaître se multiplient cependant encore pendant un certain temps dans la cellule axiale du rhombogène, et j'ai constaté parfois qu'elles subissaient une bipartition inégale, ce qui veut dire qu'elles commençaient à évoluer en un infusorigène chétif destiné à périr après séparation de la cellule ectodermique et de la cellule endodermique.

Très remarquable est l'adoption d'un noyau provenant d'une cellule étrangère soit par la cellule axiale qui est endodermique et qui accepte un noyau ectodermique, le paranucléus, soit par les cellules ectodermiques du tronc, dans lesquelles pénètrent des cellules germes endodermiques. Ce n'est ni de la plasmogamie, puisque dans l'un et l'autre cas, le cytoplasme des cellules étrangères disparaît, ni de la caryogamie, puisqu'il n'y a pas réunion des noyaux. Physiologiquement cependant, le phénomène est comparable à une fécondation, car il s'agit de la réunion de deux ou de plusieurs énergides nucléaires dans une même cellule. Cela fait songer à la cellule mère de l'albumen des Angiospermes dans laquelle se trouvent réunies, en un seul noyau il est vrai, trois énergides nucléaires.

XII. — LA PARTHÉNOGENÈSE DES DICYÉMIDES.

Quelle valeur faut-il accorder aux cellules germes agames des Dicyémides ?

Il est évident que la signification que j'ai attribuée à la cellule axiale dans la première partie de ce travail n'est pas exacte, maintenant que nous savons que cette cellule axiale est d'abord

complètement séparée de la première cellule germe et qu'elle constitue une cellule folliculeuse dans laquelle pénètre sa sœur.

La première cellule germe n'expulse pas de globule polaire, pas plus que les cellules germes auxquelles elle donne naissance. Il ne peut être question de voir dans sa multiplication le point de départ d'un phénomène de polyembryonie ; le cas est tout différent de celui du moruliforme procédant d'un œuf fécondé qui se segmente et dont les blastomères se disjoignent pour constituer autant d'embryons : ici la polyembryonie est bien caractérisée.

Dans la cellule folliculeuse de l'infusorigène, la cellule enrobée est une spermatogonie première qui en fournit par bipartition beaucoup d'autres. Le phénomène a son parallèle dans la cellule axiale folliculeuse des nématogènes où une première cellule germe se multiplie pour produire de nombreuses cellules mères d'embryons.

Cette première cellule germe est donc une oogonie première qui donne naissance à d'autres oogonies, comme dans toute oogenèse. Seulement ces oogonies évoluent directement en embryons, c'est-à-dire qu'elles ne passent pas par toutes les phases de l'oogenèse avant de se segmenter. La phase de croissance qui transformerait l'oogonie en oocyte de premier ordre est en grande partie supprimée : il n'y a pas accumulation de deutoplasme dans l'oogonie, cette lacune trouvant sa compensation dans l'alimentation de l'embryon par la cellule axiale. L'embryon présente en effet un phénomène insolite : les blastomères, au lieu de décroître de taille au fur et à mesure de la segmentation, grossissent au contraire comme l'embryon lui-même. Dans ces conditions le deutoplasme est inutile, comme aussi la fécondation, puisque la cellule n'est pas encombrée de réserves inertes. Par contraste, l'on trouve du deutoplasme dans les œufs de l'infusorigène, lesquels, pour se développer doivent recevoir l'excitation d'un spermatozoïde.

Ne passant pas par une phase de croissance complète, les oogonies n'accumulent pas dans leur noyau la chromatine déterminant une division équationnelle dans la formation de l'unique globule polaire d'un œuf parthénogénétique ordinaire, alors que les œufs de l'infusorigène expulsent tout naturellement deux de ces éléments.

Les cellules germes agames des Dicyémides sont donc des oogonies qui n'attendent pas d'être arrivées au stade d'oocyte pour donner un embryon, qui n'ont pas par conséquent à produire un globule polaire et qui ne doivent pas être fécondées. Elles sont en quelque sorte progénétiques.

Les cellules germes agames de l'infusoriforme, celles de la larve des Orthonectides et celles qui engendrent les Orthonectides adultes dans le « plasmode » d'où proviennent ceux-ci, sont également des éléments de la même catégorie.

Il n'y a pas lieu d'appliquer à ces oogonies parthénogénétiques le terme de spores, pas plus qu'aux cellules mères des embryons dans les sporocystes et les rédies des Trématodes, lesquelles sont probablement dans le même cas : car, si les botanistes donnent le nom de spores à des gonocytes agames de bien des catégories différentes, ils ne l'appliquent pas à des cellules reproductrices apogames, pas plus que les zoologistes n'appellent spores les œufs parthénogénétiques ordinaires.

Les oogonies parthénogénétiques ou parthénoogonies, ne sont comparables qu'aux parthénogonidies des *Volvox* qui sont des œufs sans deutoplasme, sans globules polaires et non fécondés. Pas plus que chez *Volvox* il n'y a de spores chez les Méta-zoaires.

XIII. — LE CYCLE ÉVOLUTIF DES DICYÉMIDES.

Le cycle évolutif des Dicyémides comprend cinq générations dont l'une, intercalée entre l'infusoriforme, qui sort du Céphalopode, et le nématogène fondateur qui y entre, nous est inconnue. La deuxième génération, celle qui suit le nématogène fondateur et qui est représentée par le nématogène primaire, est multiple. Il y a en outre une génération rénovatrice, celle du moruliforme, qui maintient le parasite dans son hôte.

1. Génération agame immigrante. — C'est le nématogène fondateur, qui pénètre dans les sacs rénaux des Céphalopodes quand ceux-ci sont encore tout jeunes. Nous ignorons sa provenance. Il est remarquable par sa ressemblance avec une femelle d'Orthonectide : son épiderme compte plus de cellules que celui du nématogène primaire, et au lieu de renfermer un cou-

ple de cellules endodermiques primaires, il en possède trois, disposés en file, formés chacun d'une cellule folliculeuse et d'une oogonie première. C'est une femelle parthénogénétique n'offrant qu'une seule génération et engendrant des nématogènes primaires par un procédé identique à celui qui caractérise la multiplication de ces derniers.

2. Générations agames sédentaires. — Les embryons produits par le nématogène fondateur deviennent des individus vermiformes n'offrant qu'une seule cellule axiale, les deux autres avortant. L'organisation de ce nématogène primaire est donc celle du nématogène fondateur simplifiée : la réduction dans le nombre des cellules endodermiques primaires et par conséquent dans celui des germes produits en un même espace de temps, est compensée par la production de générations multiples vivant côte à côte et envahissant les sacs rénaux de l'hôte. Nous avons encore affaire à des femelles parthénogénétiques.

La première génération issue directement du nématogène fondateur est un peu différente des suivantes chez le *Microcyema vespa*, où l'on observe aussi une différence énorme entre le nématogène primaire et le nématogène fondateur, en ce qui concerne la structure générale : la simplification du revêtement ectodermique est ici excessive, puisque l'épiderme du tronc est réduit à deux cellules et que la tête n'en compte plus que huit.

Les nématogènes primaires passent par trois stades successifs qui sont en rapport avec la vie de leur hôte, ceux de nématogène primaire proprement dit, de rhombogène et de nématogène secondaire.

1^{er} stade. — A l'état de nématogène primaire, l'organisme produit exclusivement de nouveaux nématogènes primaires ; c'est ce qui se passe dans les Céphalopodes jeunes, tant que leurs glandes génitales ne sont pas entrées encore en activité.

2^e stade. — Au moment où va commencer pour l'hôte sa vie sexuelle, les nématogènes primaires, quel que soit leur âge, deviennent rhombogènes.

Les embryons qu'ils pourraient encore renfermer terminent leur évolution, mais il ne se produit plus de nouveaux embryons de nématogènes primaires ; les oogonies se multiplient plus ou moins abondamment, et elles se différencient en deux catégo-

ries : un petit nombre grossissent et évoluent en individus infusorigènes ; les autres restent petites et dégénèrent.

Les infusorigènes ne quittent pas le rhombogène, qui sert aussi de matrice aux infusoriformes ; la production des infusorigènes donne au rhombogène des caractères particuliers qui le font aisément reconnaître quand il est devenu nématogène secondaire. Il n'en est pas ainsi cependant dans le genre *Microcyema*.

L'embryon de l'infusorigène des *Dicyema* abandonne la cellule mère de son ectoderme, et le noyau de cette cellule subsiste dans la cellule axiale du rhombogène, à côté de l'infusorigène, sous la forme d'un noyau végétatif secondaire.

A cette augmentation du nombre des noyaux dans la cellule axiale du rhombogène des *Dicyema* correspond aussi la présence de petits noyaux secondaires dans les cellules épidermiques du tronc. L'origine de ces noyaux est due à la pénétration dans ces cellules épidermiques de quelques-unes des cellules germes qui dans le rhombogène n'évoluent pas en infusorigènes.

Cette multiplication du nombre des noyaux dans la cellule axiale et dans les cellules épidermiques du tronc est en rapport avec l'activité intense du métabolisme de l'organisme pour la nutrition des infusorigènes producteurs d'œufs. L'on constate en effet que les cellules épidermiques du tronc du rhombogène se remplissent peu à peu de corpuscules réfringents qui les gonflent et les font ressembler à des verrues : il est possible que ces corpuscules soient des produits excrémentitiels, des résidus azotés du métabolisme.

3^e stade. — Quand la période d'activité sexuelle du Céphalopode vient à se terminer, les rhombogènes deviennent des nématogènes secondaires.

Les œufs pondus par les infusorigènes ne produisent plus d'infusoriformes, mais bien des individus moruliformes, constituant la génération rénovatrice qui par polyembryonie donne naissance à de nombreux nématogènes primaires, maintenant l'infection dans l'hôte pour l'année suivante.

Après avoir servi de matrice aux moruliformes et aux nématogènes primaires qui en proviennent, le nématogène secon-

daire meurt, les cellules épidermiques du tronc bourrées de corpuscules réfringents.

3. Génération hermaphrodite emboîtée. — Cette génération est représentée par l'infusorigène qui procède du nématogène primaire changé en rhombogène, et qui n'en sort pas.

L'infusorigène est réduit à l'endoderme, son ectoderme disparaissant, soit que, comme chez les *Dicyema*, la cellule mère de l'ectoderme se détache de la cellule mère de l'endoderme, son noyau constituant un noyau végétatif secondaire de la cellule axiale, soit que, comme chez *Microcyema vespa*, le noyau de la cellule mère de l'ectoderme se résolve en chromidies qui servent à la nutrition de la cellule endodermique.

L'infusorigène est formé de trois couples de cellules endodermiques, deux couples de flanc comptant chacun deux oogonies qui se multiplient pour donner des œufs qui seront fécondés, et un couple médian constitué d'une cellule folliculeuse dans laquelle a pénétré une spermatogonie première. C'est dans cette cellule folliculeuse, qui nourrit aussi les œufs se développant à son contact, que se fait la spermatogenèse. Les spermatozoïdes sont de très petites cellules rondes sans queue passant directement de la cellule folliculeuse dans les œufs qui se trouvent à sa surface, avant que ceux-ci n'expulsent leurs deux globules polaires.

Alors donc que toutes les autres générations ne produisent que des oogonies parthénogénétiques dont les embryons sont nourris dans une cellule folliculeuse, l'infusorigène est hermaphrodite et donne des œufs chargés de deutoplasme, à segmentation déterminée par un spermatozoïde.

4. Génération agame émigrante. — L'infusoriforme, qui procède des œufs de l'infusorigène, et qui se développe dans le rhombogène, sort de celui-ci, nage dans le liquide urinaire du Céphalopode et s'en va dans la mer. Que devient-il ? Nous n'en savons rien.

Il renfermait au début trois cellules endodermiques, deux latérales qui constituent les cellules enveloppantes de l'urne, chargées de granulations probablement alimentaires, et une cellule centrale qui forme l'urne proprement dite. Cette dernière cellule en donne quatre qui elles-mêmes par bipartition produisent une cellule folliculeuse et une cellule germe incluse

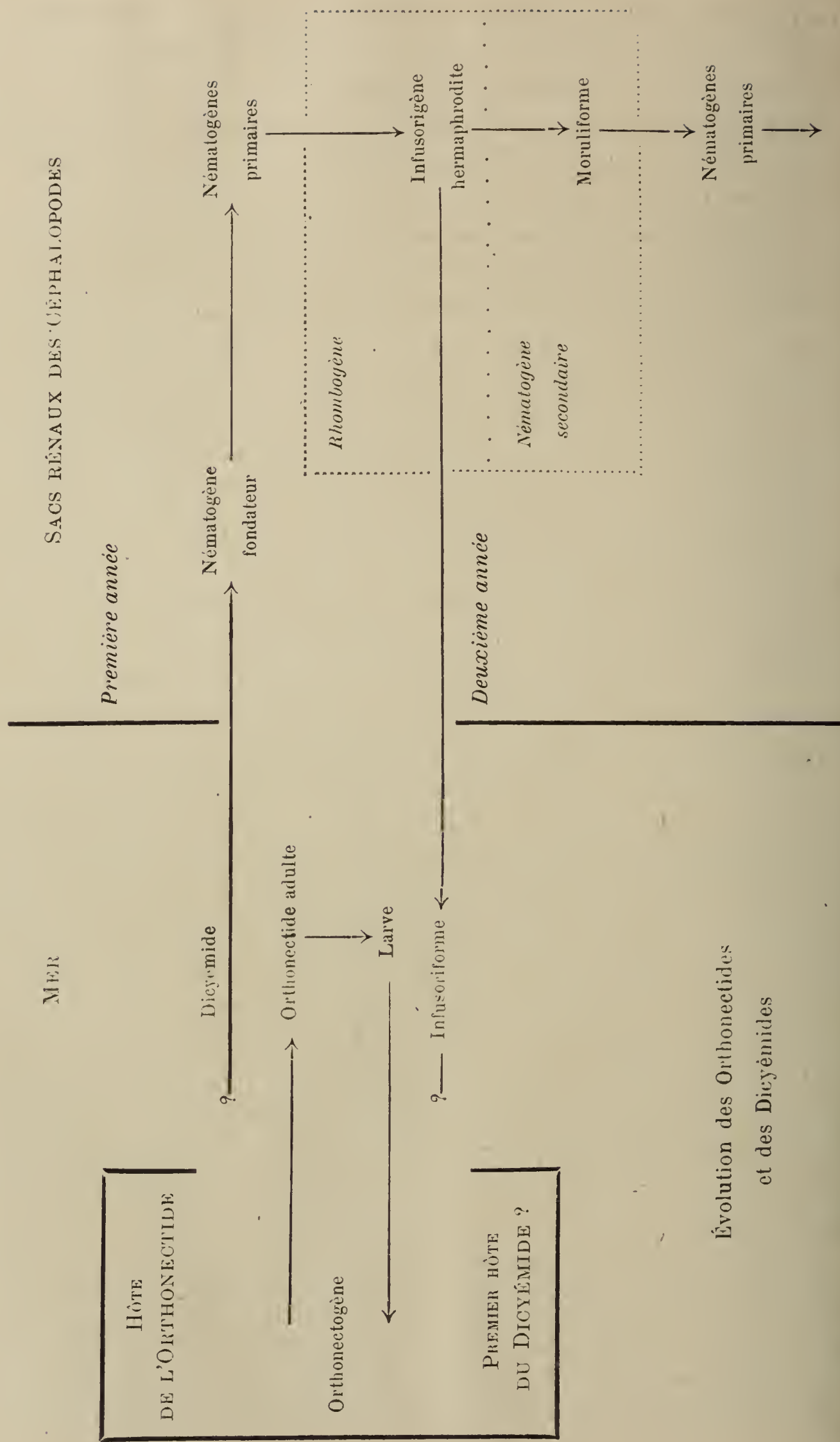
qui se multipliera. Lorsqu'il quitte le Céphalopode, l'infusoriforme contient deux cellules germes dans chacun des quatre follicules.

L'infusoriforme correspond à la larve des Orthonectides : il pénètre donc vraisemblablement dans un premier hôte, différent des Céphalopodes, et là y déverse ses oogonies.

5. Génération agame xénosite. — Elle n'est qu'hypothétique ; elle doit provenir des germes de l'infusoriforme, et toujours par comparaison avec les Orthonectides, il est probable que ces cellules évoluent chacune en un endoparasite correspondant au « plasmode » des Orthonectides ; ce « plasmode » n'en étant pas un, puisqu'il n'est pas formé par une plasmogamie de cellules d'abord indépendantes, nous préférons l'appeler *orthonectogène*. L'on sait qu'il est constitué de cellules végétatives et de cellules germes : celles-ci se multiplient en amas ressemblant à des morulas dont les éléments se séparent ensuite pour évoluer chacun en un Orthonectide mâle ou femelle. Il y a peut-être une génération identique chez les Dicyémides, génération engendrant les individus qui après émigration dans la mer et de là dans les sacs rénaux des Céphalopodes, deviendraient les nématogènes fondateurs.

Ainsi serait fermé le cycle évolutif des Dicyémides qui comprendrait deux périodes : 1° une période comparable à l'existence endoparasite des Orthonectides et se passant dans un premier hôte ; 2° une période s'écoulant dans les reins des Céphalopodes et qui serait intercalée entre la sortie du Dicyémide de son premier hôte et un retour à celui-ci sous forme d'infusoriforme issu d'un œuf fécondé. Le Dicyémide serait un Orthonectide hermaphrodite qui, au lieu de se reproduire dans la mer, pénétrerait dans les organes urinaires d'un Céphalopode, y deviendrait parthénogénétique et, après plusieurs générations, récupérerait la reproduction sexuelle, jusque-là différée, pour produire enfin la larve qui ramènerait le parasite à son hôte primitif.

6. Génération agame rénovatrice. — Nous en avons déjà parlé à propos du nématogène secondaire : l'infection est maintenue dans le Céphalopode grâce aux individus moruliformes qui procèdent d'œufs fécondés provenant de l'infusorigène quand le stade rhombogène est passé. Ces moruliformes ont la



même structure que les morulas qui proviennent de la segmentation d'un œuf destiné à donner un infusoriforme, mais leurs blastomères se dissocient et deviennent des cellules germes de nématogènes primaires. La pullulation recommence et le cycle se déroulera de nouveau l'année suivante, et ainsi de suite jusqu'à la mort de l'hôte.

Les Dicyémides cumulent toutes les particularités les plus extraordinaires dues à la vie parasitaire : le tableau ci-contre résume l'évolution de ces fantastiques Echiuriens.

LES FORÊTS SUBMERGÉES

DE BELLE-ILE-EN-MER

AVANT-PROPOS

Mes études sur les Forêts submergées de Belle-Ile, remontent à 1902. Mon attention fut appelée, sur le sujet, par feu le R. P. LE GALLEN, ancien missionnaire africain, alors maire de Sauzon, qui m'adressa, cette même année, un échantillon des tourbes de Ster-Vras, en même temps qu'un fragment du chêne submergé de Deuborh.

D'un autre côté, mon ami M. C. B. CLARKE me mit en rapport avec M. Clément REID (*Of the geological Survey of England and Wales*) qui venait de publier son important ouvrage ⁽¹⁾, dans lequel il exposait l'intérêt offert par ce genre d'études, ouvrage suivi de plusieurs autres publications qui ont constitué leur auteur spécialiste en la matière. M. REID s'intéressa vivement à mes découvertes et aux comparaisons intéressantes entre cette florule subfossile et la flore actuelle de l'île, comparaison que permettaient mes études approfondies sur celle-ci, résumées en 1903, dans mon Essai de Géographie botanique sur Belle-île en mer, fruit de plusieurs années d'observations.

Grâce au concours de M. Clément REID, je publiai en 1905 dans mon Supplément à l'Essai, une première liste de 23 plantes. On me permettra de rappeler que, jusque-là, aucune étude n'avait été publiée sur les plantes subfossiles des dépôts quaternaires et néolithiques de France. M. Jules WELSCH a depuis étendu ces recherches à d'autres points du littoral de l'Ouest de la France avec le même concours de M. C. REID et par la même méthode.

(1) Clément REID, *loc. cit.*

Encouragé par l'appréciation du savant spécialiste anglais ⁽¹⁾ dont nous déplorons la perte récente, j'ai continué à recueillir tous les matériaux que j'ai pu me procurer et en juillet 1916, j'ai publié une nouvelle liste de 39 espèces déterminées ⁽²⁾.

La même année un nouveau séjour dans l'île, en août 1916, m'a conduit à relever encore quelques espèces, grâce au très précieux concours de Mme Eléanor REID, que son mari avait associée à ses travaux longtemps avant sa mort.

Enfin l'Académie des Sciences en m'accordant en 1917, une subvention, sur le Fonds Bonaparte, m'a permis de profiter des grandes marées d'août et septembre 1917 et mai-juin 1918 pour organiser des fouilles, malgré les difficultés des temps.

C'est ainsi que je puis donner aujourd'hui un travail d'ensemble résumant mes connaissances sur le sujet.

Je ne saurais terminer cet exposé sans dire toute la gratitude que je dois à des collaborateurs tels que :

Mme Eléanor REID, qui a bien voulu extraire les graines de la tourbe, tâche laborieuse et délicate, ces tourbes formant en séchant une matrice très difficile à désagréger. Elles ont été déterminées par elle et ses déterminations, pour la plupart vérifiées par moi, se sont montrées d'une précision au-dessus de tout éloge. J'ai pu apprécier l'excellence de sa méthode et la scrupuleuse prudence de ses affirmations.

Les bois ont été déterminés, avec la compétence qu'on lui connaît, par M. André THIL que nous venons d'avoir le grand regret de perdre. Confirmant les déterminations précédentes de MM. FLICHE et GUINIER il a pu y ajouter les *Fraxinus excelsior* L., *Betula alba* L. et *Taxus baccata* L. ainsi que le Pommier de Deuborh *Pirus Malus* L.

J'adresse l'expression de ma vive gratitude à l'Académie des Sciences ainsi qu'aux professeurs et amis qui m'ont aidé de leurs conseils ou qui m'ont témoigné une complaisance empressée.

Je nommerai : MM. les Professeurs : BOULE, LACROIX, LECOMTE, VERNEAU, du Muséum National.

M. L. CAYEUX, Professeur au Collège de France.

M. Ph. GUINIER, Professeur à l'Ecole Forestière de Nancy.

M. le Dr FORTI, de Vérone.

⁽¹⁾ Voir : C. REID, *loc. cit.*, p. 103. II.

⁽²⁾ *Bull. Inst. Océanogr.*, 15 juillet 1916.

M. DIXON, de Londres.

M. Louis BUREAU, Professeur à l'Ecole de Médecine de Nantes.

M. Georges FERRONNIÈRE, Professeur à l'Université libre d'Angers.

M. le Capitaine WILLEMS, secrétaire de la Commission de la Tourbe au Ministère des Travaux publics.

MM. AUZOUX, BROSSEAU, COURAUD, DAMON, HARDOUIN, JOUAN, LE GUELLEC, MENUT, ROCHER, à Belle-Ile.

I. Belle-île-en-mer.

Généralités.

Situation géographique. — Belle-Ile-en-Mer, l'une des plus grandes îles des côtes françaises de l'Atlantique, est située vis-à-vis la côte méridionale de la Bretagne, elle est comprise entre le 47^e degré 17' de latitude N. et le 5^e degré 24' de longitude W. Elle est séparée du continent, dont le point le plus rapproché est la presqu'île de Quiberon, par un bras de mer, nommé *Les Courreaux*, de 14 kilomètres environ de largeur. La profondeur maxima de la mer entre Belle-Ile et Quiberon est de 30 à 35 mètres, mais le chenal de *La Teignouse*, entre Quiberon et Houat dessine un fossé qui atteint 51 mètres (¹).

L'île forme un plateau d'une élévation moyenne d'environ 35 mètres au-dessus des plus basses marées d'équinoxe. Sa plus grande longueur est de 20 kilomètres et sa plus grande largeur de 9 kilomètres. Son périmètre est de 48 à 49 kilomètres et sa superficie d'environ 8.461 hectares.

Climat. — Baignée par les effluves du gulf-stream, l'île échappe aux rigueurs de l'hiver continental; le thermomètre descend rarement à 1 ou 2 degrés au-dessous de zéro en hiver; plus rarement à 4 ou 5 degrés. Le climat de Belle-Ile est actuellement remarquable par la douceur de ses hivers, la précocité de ses printemps et la longueur de ses automnes. Le peu de fréquence et d'abondance des pluies, la fréquence des vents

(¹) Carte des Ingénieurs hydrographes, 1906-1908.

violents et surtout leur vitesse, la nature géologique du sol, impriment au climat un caractère de sécheresse que des agriculteurs comme CHASLE DE LA TOUCHE et TROCHU, ont traduit en écrivant : « A Belle-Ile tout est sec, l'air comme la terre,... il n'y a ni étangs ni marais ⁽¹⁾ ».

Géologie. — Le sol de Belle-Ile ⁽²⁾ est entièrement formé de *schistes à séricite* (x) dits aussi : Phyllades de Saint-Lô séricitiques, d'âge précambrien, représentant, en Bretagne, l'Algonquien du Canada et du Nord des États-Unis. Ces schistes sont çà et là injectés par la granulite (γ^1), très voisine du côté continental où elle forme une très importante venue qui comprend la presqu'île de Quiberon, Houat, Hœdic, les Grands Cardinaux. Ils passent sur quelques points à des *schistes gneissiques granulitisés* ($x\gamma^1$), suivant des zones étroites et allongées.

Dans cet ensemble on trouve, interstratifiés, de minces lits de quartzites blancs, séricitiques (G) et de quartzites graphitiques noirs, charbonneux (Gr). Mais *la granulite vraie ne s'est pas fait jour à Belle-Ile*. L'influence de son voisinage s'est seule fait sentir par métamorphisme.

Les historiens locaux, qui confondaient probablement la granulite avec le granit, écrivent : « Il n'existe dans l'île aucune trace de granit ni de roche calcaire » ⁽³⁾. « Les roches « granitiques qui entourent l'île sur un rayon de plus de « 60 kilomètres, se prolongent au moins jusqu'à 4 kilomètres « de ses côtes, puisque le rocher sous-marin nommé Basse-Palais ou Basse-Balouen, gisant à cette distance de la côte « Est de Belle-Ile est granitique » ⁽⁴⁾. De son côté, M. LE GUELLEC, entrepreneur au Palais, affirme que la « Bouée des Galères » près Ker-Donis est granulitique.

On verra plus loin que les objets préhistoriques trouvés dans les tourbes de Belle-Ile, ainsi que quelques-uns des monuments mégalithiques, sont tous en granulite, choix qui s'explique par la supériorité de cette roche, comme dureté, sur les schistes de l'île, mais on pourrait peut-être y voir un indice du rattachement de l'île au continent à l'époque néolithique ?

⁽¹⁾ CHASLE DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 80 ; TROCHU J.-L., *loc. cit.*, p. 3.

⁽²⁾ Feuilles de Quiberon et de Belle-île (carte géologique de France).

⁽³⁾ CHASLE DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 134.

⁽⁴⁾ TROCHU, J.-L., *loc. cit.*, p. 3.

D'autre part, quelle est l'origine des silex avec lesquels ont été établis les lames ou couteaux de la tourbière du Potager et de ceux qu'on trouve sur la côte de Belle-Ile, souvent munis de leur gangue et que M. FERRONNIÈRE, de son côté, observe en quantité sur les plages du Croisic ? CHASLE DE LA TOUCHE écrit à ce sujet :

« Un Belle-Ilois n'achète jamais de pierre à feu, le silex pyro-
« maque étant très commun à l'état de galets ; il est noirâtre ;
« j'en conserve un fragment fort curieux du poids d'un kilo-
« gramme ; il est recouvert d'une pâte calcaire de 5 millimètres
« d'épaisseur. Je l'ai trouvé au Port-Donnant, à une basse
« marée d'équinoxe » (1). Ces silex proviennent-ils de délestages
ou de quelques gisements de crétacé actuellement submergés ?
Les lambeaux crétacés de la Loire-Inférieure et de la Vendée
et les silex souvent rejetés sur nos côtes bretonnes autorise-
raient cette dernière supposition.

II. Tourbière de Ster-Vras

Situation stratigraphique. — Les tourbes submergées de Ster-Vras sont situées à l'extrémité Nord-Ouest de l'île, au lieu dit : Port du Vieux-Château, près du village de Bortifaouen (en breton la borde ou le port du Hêtre), où aboutit le vallon du même nom traversé par un ruisseau qui, de nos jours, tarit en été, mais dont l'ancien nom breton *Ster-Vras* (la grande Rivière) semble trahir dans le passé une certaine importance. Ce ruisseau reçoit, à son embouchure, celui de *Ster-Vouen* (la Rivière étroite). C'est à ce confluent que s'étend l'anse de Ster-Vras dont la tourbière occupe toute la largeur : 140 mètres environ, orientée N.-E.—S.-W.

Dans cette même direction (Nord 15° Ouest) LE RAY (2) signale une série de hauteurs allant vers l'île de Groix, schisteuse, comme Belle-Ile, « dont les vestiges pourraient se retrouver
« dans cette basse rocheuse des *Birvideaux*, sur laquelle nous
« voyons parfois la mer briser si affreusement. Ils ne sont éloi-

(1) CHASLE DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 131 et mss. inédit.

(2) LE RAY, *loc. cit.*, p. 59.

« gnés que de 6 milles environ de Ster-Vras et il ne reste que
« 8 pieds d'eau de basse mer sur le sommet de la roche ».

J'ai cherché à déterminer les conditions stratigraphiques du gisement de Ster-Vras, mais la pénétration rapide de nos tranchées par les eaux de mer ne m'a pas permis d'établir des coupes aussi nettes que je l'aurais désiré. J'ai pu cependant faire les constatations suivantes.

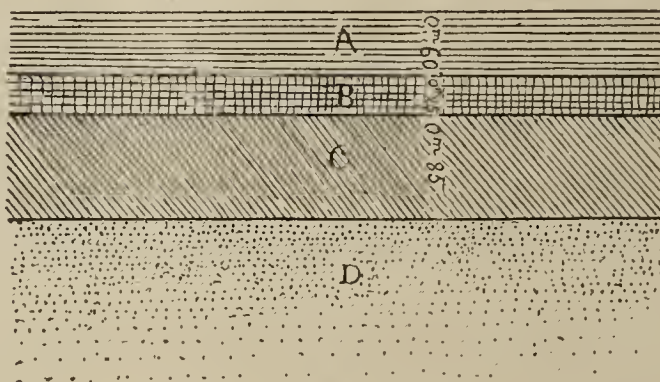
La tourbe repose, tantôt sur un sable très fin que M. le Professeur CAYEUX rapporte à un sable de rivière, tantôt sur une couche d'argile gris bleu, de 0 m. 20 à 0 m. 25 d'épaisseur, résultant de la décomposition de la roche schisteuse ; parfois, elle est placée entre deux lits d'argile ou de vase. L'épaisseur du banc de tourbe est très variable ; par endroits elle n'est que de 0 m. 50 alors que, sur un autre point, la sonde a pénétré jusqu'à 1 m. 35, sans atteindre le substratum.

L'épaisseur des couches de sable et de galets qui la recouvrent varie beaucoup suivant les vents, les courants, etc. Lors de nos explorations elles atteignaient, sur certains points, plus de 1 mètre d'épaisseur et seulement 0 m. 40 sur d'autres points.

Le banc de tourbe se prolonge en mer à une distance qu'on ne peut constater. Tout à fait au large, à 60 mètres environ de la limite du flot, limite marquée sur la plage par les dépôts de goémon, cailloux, épaves, etc., la tourbe apparaît souvent à nu, trouée par les *Pholas*, dont on trouve les coquilles dans les loges qu'elles se sont creusées, ainsi que nous avons pu le constater aux grandes marées d'équinoxe, en particulier le 2 septembre 1917 où le niveau est descendu à 0 m. 10 au-dessus du zéro des cartes marines. Le banc est ainsi recouvert de 5 mètres d'eau à haute mer. Nos fouilles, poursuivies dans le vallon de Bortifaouen, à 200 ou 300 mètres de la plage, sur deux points différents, nous ont décelé la tourbe à 0 m. 85 au-dessous du sol de la prairie ; cette tourbe, ayant elle-même une épaisseur de 0 m. 85, entre deux lits d'argile et de sable, se continue donc, vers l'intérieur, sous les prairies du vallon.

Les tourbes submergées de Ster-Vras, sont formées de couches très épaisses de feuilles superposées, ayant subi une énorme pression. La forme et la dentelure de ces feuilles se voient encore, sur le frais, au clivage, mais leur enchevêtrement et leur degré de décomposition ne permettent pas d'y recon-

naître des contours assez nets pour les soumettre au moulage. J'ai cru cependant y voir de très nombreuses empreintes de feuilles de Chêne et de Saule. Ces tourbes sont d'un brun noi-



COUPE VERTICALE DE LA PRAIRIE
DE BORTIFAOUENE

- A — Terre de prairie.
B — Argile mélangé de sable d'eau douce
C — Tourbe
D — Sable argileux d'eau douce.

Fig. 1.

Echelle : 1 cm. par mètre.

râtre et exhalent une forte odeur de méthane. A l'état humide elles se clivent facilement, mais elles deviennent, au contraire,



Fig. 2.

très dures en séchant; on y trouve quelques petits blocs de quartz.

D'innombrables graines y sont répandues, ainsi que des troncs couchés et des branches d'arbres. Ces tourbes constituent les *Tourbes feuilletées*, qui ont reçu le nom de *Forêts sous-marines*, parce que les premiers gisements ont été constatés sur les côtes maritimes, à un niveau inférieur à celui des eaux. Elles sont émaillées de nombreux élytres d'insectes aux cou-



Fig. 3.

leurs vives, brillantes, dont on trouvera plus loin la liste d'après les déterminations de M. Pierre LESNE à qui je les ai communiqués.

L'importance de cette tourbière a permis à une société industrielle d'en extraire en 1917 de 80 à 100 tonnes de tourbe, brûlant suffisamment pour le chauffage et la complaisance que ses membres m'ont témoignée a beaucoup favorisé mes études.

La tourbe de l'intérieur du vallon n'est pas, comme celle-ci de la tourbe feuilletée, elle ressemble à celle du Potager, ci-après décrite; de couleur bleu noirâtre, et pénétrée par les racines et les tiges de la végétation actuelle; elle contient aussi moins d'éléments sableux que celle de Ster-Vras.

III. Tourbière du Potager

Statigraphie. — La présence de la tourbe à Belle-Ile a été signalée par CHASLE DE LA TOUCHE dans le port même du Palais; il lui paraît probable qu'elle s'étend dans tout le vallon qui lui fait suite et même, à plus ou moins de profondeur dans tous les vallons. Il l'avait déjà reconnue dans le haut de la propriété du Potager, qu'il habitait, au Nord, à moins de 1 mètre et demi de profondeur, dans un sol humide couvert de Jones, de Prêles, de Roseaux et de Mousses ⁽¹⁾. C'est ce banc de tourbe qui vient d'être retrouvé par M. MENUT, ancien Directeur de l'Usine à Gaz du Palais, dans cette même propriété du Potager qu'il habite et où, grâce à son obligeance, j'ai pu en suivre l'extraction pendant l'été de 1917, pour son utilisation industrielle, comme combustible. Il en a été extrait environ 500 tonnes.

Dans l'ensemble, « le banc dont il s'agit est situé à la cote
« + 7 m. 10. La tourbe étant à 1 mètre en contre-bas du sol se
« trouve par suite à la cote + 6 m. 10, soit à 0 m. 40 au-dessus
« du niveau des hautes marées d'équinoxe (cotées + 5,70) et
« le terrain à 1 m. 40 au-dessus de ce niveau » ⁽²⁾.

La situation hydrologique du Potager explique parfaitement la formation de la tourbière. Abrité des vents violents qui règnent souvent dans l'île, par les plantations d'arbres qui l'environnent, le Potager se trouve placé au fond d'une sorte d'entonnoir, formé par les hauteurs voisines, situation qu'on peut apprécier d'un coup d'œil du haut du village de Loctudy. S'étendant au fond du port du Palais, où se trouvait jadis « la Saline » près du confluent des ruisseaux de Bordilia et de Runelo, il est parcouru ou côtoyé par plusieurs sources, dont l'une, dite : la Normande, conduite par des canaux munis de regards, alimente encore aujourd'hui la consommation de la ville du Palais.

CHASLE DE LA TOUCHE nous dit qu'il y avait un marécage entre

⁽¹⁾ CHASLE DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 131.

⁽²⁾ Lettre de M. ROCHER, conducteur des ponts et chaussées au Palais, (8 décembre 1917).

Roz-Rozen (en breton la Vigne) et le Potager, au haut de la Saline qui occupait alors le fond du port. On voit encore aujourd'hui au Potager, un terrain marécageux de 5 mètres environ de côté, avec une végétation d'Hydrophiles au voisinage des lieux d'extraction des tourbes.

La tourbe du Potager est plus lourde, plus compacte que celle de Ster-Vras. Sa teinte est d'un noir un peu bleuâtre. Elle n'est pas stratifiée comme celle-ci et ne se clive pas. Elle est

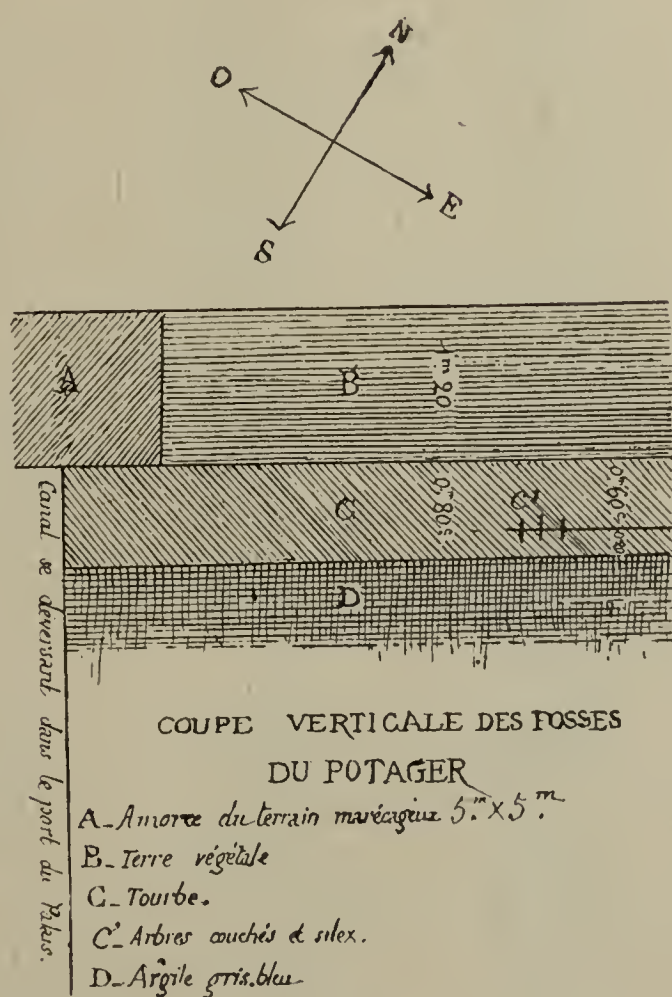


Fig. 4.

Echelle : 1 cm. par mètre.

traversée par les débris de la végétation actuelle qui la pénètre : racines, radicelles ou tiges desséchées. C'est une tourbe franche, non feuilletée et sans traces d'organismes marins ; elle est beaucoup moins sableuse que celle de Ster-Vras et, d'après M. MENUT, elle brûle mieux. Elle a été recouverte par le ruissellement et par l'action du vent de la couche de terre qui la surmonte aujourd'hui. Les tranchées ont été ouvertes au Nord du Potager. Elles sont orientées Nord-Sud.

Végétation subfossile. — Les arbres couchés dans cette tourbière ont été déterminés comme suit par M. THIL :

SAULES. — *Salix* sp. — Assez nombreuses tiges, rameaux et écorce très décomposés.

CHÊNE ROUVRE. — *Quercus ! sessiliflora* Sm. ? — Tige.

BOURDAINE. — *Rhamnus Frangula* L. Tige.

La plupart de ces arbres avaient le bois très rouge à l'extraction. Le tout était envahi par les racines de Cyperacées actuelles et montrait des galeries creusées par des insectes xylophages.

Les graines, peu abondantes, n'ont pas fourni d'éléments intéressants. Mme EL. REID a constaté :

Ranunculus Lingua L. ; *R. Flammula* L. ; *Potentilla Tormentilla* L. ; *Carex flava* L. (Ce dernier se retrouve dans la tourbe de la prairie de Bortifaouenne) *Carex*... 3 sp. — pas de Mousse. On n'y a relevé aucun des Hydrophytes si abondants à Ster-Vras.

Cette pauvreté de restes végétaux reconnaissables est, d'après Mme ELEANOR REID, la règle ordinaire quand il s'agit de surfaces terrestres envahies par la végétation actuelle. Les résultats démontrent que de pareils dépôts ne dédominent pas du temps passé à leur examen.

Archéologie. — C'est dans cette tourbière qu'ont été découverts les objets préhistoriques que j'ai communiqués, le 21 février 1918, à la séance de la Société d'Anthropologie de Paris, après leur examen par M. le professeur CAPITAN.

Ces objets sont :

1° Cinq lames ou couteaux en silex gris, dont l'une mesure 19 centimètres de longueur et les quatre autres de 9 à 14 centimètres. Tous les archéologues qui les ont examinées ont reconnu que ces lames n'ont pas été utilisées. Elles semblent récemment détachées du nucléus. Elles se trouvaient dans la tourbe, au voisinage immédiat d'arbres couchés dans la direction du Nord-Est à 1 m. 80 de la surface et à 0 m. 60 environ de profondeur dans la masse tourbeuse ;

2° Un grattoir (?) en silex rose 0,031 $\times$ 0,028 m/m ;

3° Des fragments de poteries en terre micacée très grossière, offrant, sur les rebords quelques ornements. Ces poteries ont paru à M. le professeur CAPITAN antérieures à l'époque des dol-

mens ; les fragments présentés semblent indiquer un vase d'une certaine dimension ;



Fig. 5. — Objets préhistoriques du Potager.

4° Un fragment d'un bloc de granulite à gros grains ayant servi de moulin ou meule normande ;

5° Quelques rognures de silex éclaté blond et gris.

Les membres de l'assemblée sont unanimes à reconnaître ces objets comme néolithiques. Le crâne humain trouvé précédemment à *Ster-Vras* est aussi soumis à leur examen. La majorité partage l'opinion de MM. BOULE et VERNEAU, que le crâne est trop incomplet et appartient à un sujet trop jeune pour qu'il soit possible d'en tirer aucune donnée ethnique ⁽¹⁾. Mais le bloc de granulite trouvé non loin du crâne est reconnu comme percuteur usagé. Le crâne, dont nous donnons une reproduction photographique, a été trouvé en 1912, par le R. P. Le GALLEN, *incrusté en pleine tourbe*. Par sa teinte brunâtre et par les rugosités visibles sur l'un des pariétaux (dûes aux stigmates laissés par les racines des plantes de la tourbe), il présente bien l'aspect extérieur habituel de ces crânes des tourbières. On possède seulement les deux pariétaux et l'écaille occipitale ; sutures disjointes ; os très remarquables par leur peu d'épaisseur, pariétaux très saillants et bosses pariétales offrant un grand développement. On remarque aussi un bombement très prononcé à l'occiput, dans le triangle supérieur de l'écaille, au-dessus de la protubérance occipitale. Ces caractères relevés par les Professeurs sus-nommés ont été considérés par eux comme purement infantiles ⁽²⁾.

Il me paraît utile de rappeler ici que Belle-Ile semble avoir été un lieu de prédilection pour les druides. Des tumuli, montissels, ou buttes (en breton : runn) s'élevaient autrefois sur tous les points de l'île ⁽³⁾. CHASLE DE LA TOUCHE ⁽⁴⁾ en énumère une vingtaine, dont deux, situés à Runn-Elo (en breton : la butte du Peuplier tremble ?) ont été fouillés en 1896 ⁽⁵⁾. On y a trouvé un mélange d'objets en pierre : haches en silex non poli ; celtæ ; lame ou couteau en silex ; vases en terre cuite, etc. ; en même temps que des monnaies impériales du IV^e siècle à l'effigie de l'empereur Constantin II et de Fausta. Deux dalles de paroi et la table de couverture étaient, dit le mémoire de M. de CLOSMADÉUC, « en granit à gros grain semblable à celui du grand menhir de Locmariaker ». La plupart de ces montissels ont

⁽¹⁾ Voir : GADECEAU, *loc. cit.*, III, p. 4.

⁽²⁾ Le crâne et les objets précités sont déposés au Musée archéologique de Nantes, auquel j'en ai fait don.

⁽³⁾ LE GALLEN (R. P.), *loc. cit.*, p. 465.

⁽⁴⁾ CHASLES DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 100.

⁽⁵⁾ Voir : CLOSMADÉUC (D^r de), *loc. cit.*

disparu par les empiétements résultant du défrichement des landes, ou sont en voie de disparition.

Il n'existe plus de dolmens dans l'île, mais les historiens



Fig. 6 et 7.

cités en ont connu trois, qui ont été détruits par le vandalisme des habitants.

D'après CHASLE DE LA TOUCHE, les menhirs étaient nombreux : deux seuls ont échappé à la destruction. Ils sont situés sur les landes de Lanno et le P. LE GALLEN croit qu'ils faisaient partie

d'un ensemble aujourd'hui disparu. Ils sont en schiste du pays et s'élèvent à 3 m. 60 au-dessus du sol. CHASLE DE LA TOUCHE nous dit qu'il en a vu briser deux dont l'un nommé « Jeanne de Runélo » était *de granit*, avait 7 m. 86 de hauteur et « cubait un poids de 25.300 kilos » (*sic*) ⁽¹⁾. On ne trouverait ce même granit, d'après notre historien, qu'à Pont-Aven, dans le Finistère, à 15 lieues du point d'érection. Ces deux menhirs ont été « stupidement détruits pour construire les murs de la cour de Ker Santel ».

Les Forêts de Belle île. — J'ai énuméré, dans mon Essai ⁽²⁾ les raisons qui permettent de penser que l'île était autrefois couverte de bois. Elle est aujourd'hui complètement déboisée. Mais on voit, dans les vallons et souvent autour des villages, d'assez beaux Ormeaux (*Ulmus campestris* L.), des Frênes (*Fraxinus excelsior* L.) et la présence de ces arbres constatée dans les tourbes de Ster-Vras prouve qu'ils sont bien spontanés dans l'île. L'arbre qui résiste le mieux aux grands vents de mer est le Pin maritime (*Pinus Pinaster* SOLAND). Un agriculteur émérite, J.-L. TROCHU, père du général, a créé à Bruté un bois assez étendu de ces arbres à l'abri desquels il a pu élever un assez grand nombre d'essences ⁽³⁾. D'après lui, le Chêne réussit très bien sur les terrains de lande, pourvu qu'il soit abrité des vents de mer que cet arbre redoute encore plus que l'Orme ⁽⁴⁾.

Les Forêts submergées. — M. LE RAY ⁽⁵⁾, auteur d'une très bonne histoire de Belle île, les a signalées le premier. Il écrivait :

« Il y a peu d'années, des paysans du village de Borderri
« (borde ou port des Chênes en breton ?), attirés un jour par
« une basse mer de grande marée... rencontrèrent soudain dans
« le sol ordinairement submergé, des souches d'arbres, restes
« gigantesques qui y attenaient par des racines de la grosseur
« d'un homme » (*sic*).

L'auteur m'a écrit à ce sujet : « Je les ai examinés moi-même
« vers 1880 et aidé d'un ouvrier, j'ai extrait une quantité de
« fragments tous très friables .. *Ces arbres sont orientés debout*

⁽¹⁾ CHASLE DE LA TOUCHE, *loc. cit.*, p. 108.

⁽²⁾ GADECEAU, E., *loc. cit.*, I, p. 31.

⁽³⁾ GADECEAU, *loc. cit.*, p. 45. Liste des arbres et arbrisseaux cultivés dans l'île à l'air libre (incomplète).

⁽⁴⁾ TROCHU, J. L., *loc. cit.*, p. 45 et 251.

⁽⁵⁾ LE RAY, *loc. cit.*, p. 57.

« (*sic*)... Depuis cette époque il y a eu, croyons-nous, un grand
« mouvement de sable qui a recouvert tout cet endroit et rendu
« les explorations extrêmement difficiles ».

Cependant, le R. P. LE GALLEN réussit, en 1900, à voir aux mêmes lieux, un tronc d'arbre planté solidement debout :
« C'est une souche, écrit-il, dont le tronc de 50 à 60 centimètres
« de diamètre a été coupé au ras du sol. A la pleine mer, cet arbre
« est recouvert de 6 mètres d'eau et le niveau des prairies du
« fond des vallons voisins est de 8 mètres environ plus haut
« que le terrain où il est enfoncé, dans une couche de terre
« glaise, avec ses racines noircies mais bien conservées ⁽¹⁾... ».
« Il se trouve placé juste en face de la pointe qui sépare les
« deux petites anses de Deuborh et de Borderri, vers l'Est, à
« environ 2 mètres du bas des rochers » ⁽²⁾.

Le P. LE GALLEN m'envoya un échantillon de cet arbre qui fut reconnu par feu M. FLICHE, alors Directeur de l'Ecole Forestière de Nancy, pour un Chêne à feuilles caduques. M. FLICHE me signalait la faiblesse des accroissements annuels, « particularité qui pouvait tenir à ce que les arbres auraient crû en massif plein, formé de tiges de dimensions à peu près égales en hauteur et plus ou moins rapprochées les unes des autres ». C'est, ajoute-t-il, un état forestier qui a dû être très fréquent, le plus habituel même, avant l'intervention de l'homme.

M. THIL, depuis, a relevé, dans tous les échantillons d'arbres subfossiles de Ster-Vras des accroissements annuels encore beaucoup plus faibles.

Malgré des tentatives réitérées, je n'ai pu, pendant mes récents séjours dans l'île, réussir à voir ces arbres *in situ*.

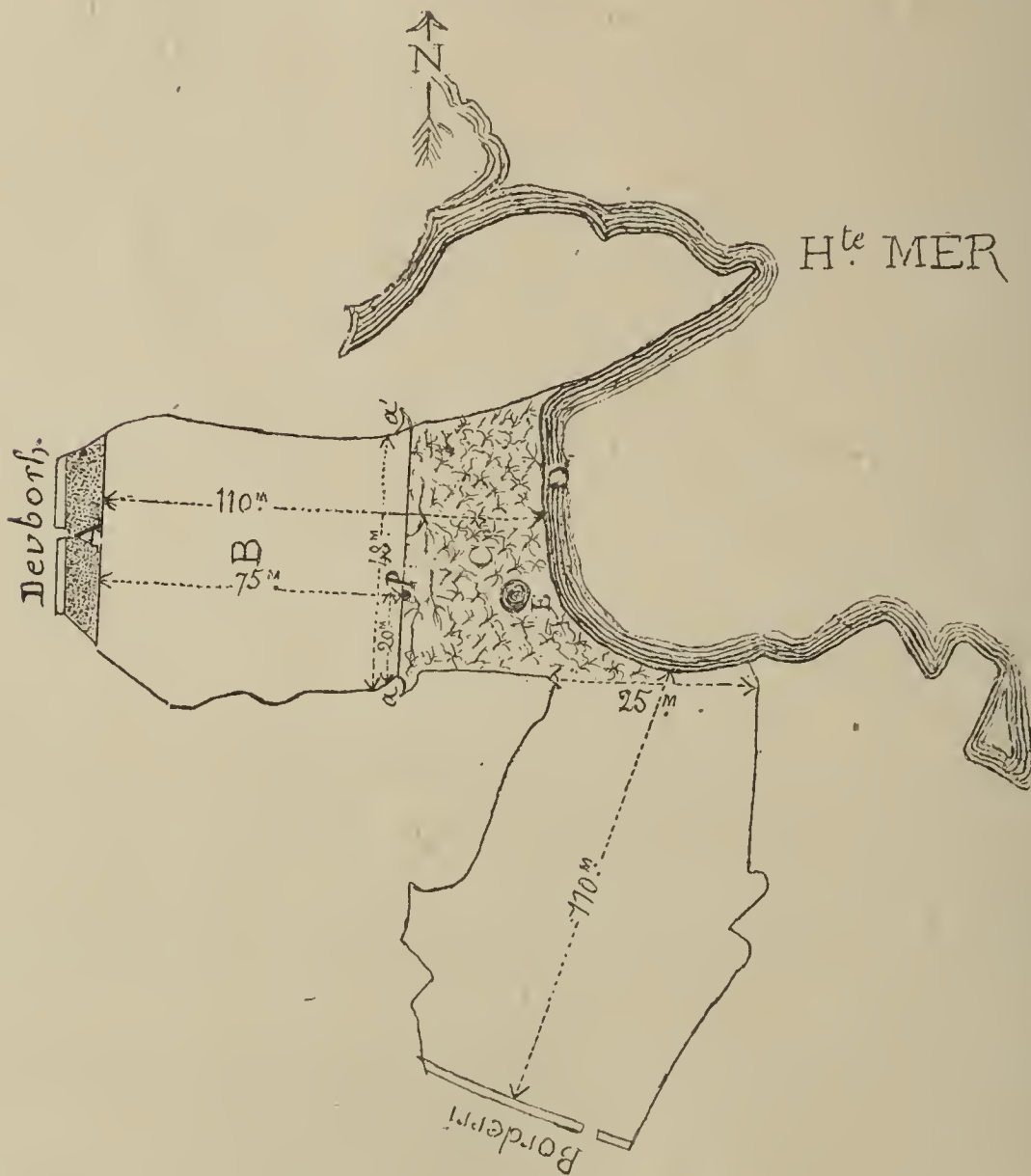
Plus heureux que moi, mon ami M. DAMON qui habite Sauzon, a pu constater lors de la grande marée du 13 janvier 1918, entre Borderri et Deuborh, la présence de nombreuses racines enchevêtrées, de branches d'arbres et d'un tronc enraciné debout dans la glaise. On trouvera ci-après le plan qu'il a dressé : l'emplacement probable du Chêne du R. P. LE GALLEN y est indiqué, d'après M. DEFFÉE, pêcheur, témoin de la découverte. Le bloc tout entier, retiré du sol submergé sous 4 mètres d'eau, à marée haute, m'a été adressé, dans une caisse, au

⁽¹⁾ LE GALLEN R. P. Lettre du 15 avril 1900.

⁽²⁾ *Ibid.*, Journal la Croix de Belle île, 15 avril 1900.

Muséum de Paris. Ce bloc se composait d'une terre glaise, onctueuse, fortement micacée, englobant d'assez nombreux fragments de quartz non roulés, résultant de la décomposition de la roche sous-jacente (schiste séricitique), dont les morceaux apparaissaient çà et là, intacts. Dans cette roche, des racines tor-

PLAN DES ANSES DE DEUBORH ET DE BORDERRI



LÉGENDE DE LA FIG. 8.

Echelle : 1 mm. = 3 mètres.

- A. — Sable.
- B. — Sable et gravier.
- C. — Tronc, racines, branches dans l'argile, recouverte d'une très mince couche de sable fin.
- D. — Ligne de la marée du 11 avril 1918, qui était de 115 mètres et la haute mer de 4 mètres au point *a*.
- a, a'*. — Indiquent le départ des racines, prolongé jusqu'à la mer, mais qui vont certainement plus loin encore au large. Ces deux points *a, a'* servent de repère et déterminent où le pommier enraciné debout a été trouvé, au point P.

tueuses, noires, de 6 à 8 centimètres de diamètre et plus, sont fortement encastrées. Le tout représente la souche d'un arbre debout, en place, solidement enraciné, dont le tronc pouvait avoir 30 à 40 centimètres de diamètre : bois très décomposé, champignonné, avec quelques galeries d'insectes xylophages. Le dessus du bloc est saupoudré de ce sable de rivière, très fin, déjà mentionné. Ce sol ne contenait aucune graine et n'était pas surmonté de tourbe.

L'arbre dont il s'agit a été déterminé par M. THIL comme Pommier (*Pirus Malus* L.).

Il semble probable que, s'il nous avait été possible d'atteindre le substratum de la tourbière submergée de Ster-Vras, nous aurions pu constater la présence d'arbres enracinés dans l'argile, comme ceux-ci, à un niveau inférieur à celui de la tourbe, mais nous y avons vu un certain nombre d'arbres couchés dans la tourbe et d'assez nombreux fragments d'arbres et d'arbrisseaux, lesquels, déterminés par M. THIL, sont venus augmenter la liste des bois précédemment déterminés par M. GUINIER de Nancy ⁽¹⁾. Ces arbres sont compris dans la liste générale de la Florule subfossile de Ster-Vras qui suit :

Liste générale des espèces constatées dans les tourbes submergées de Ster-Vras.

* Non constatées dans la Flore actuelle de l'île

Hd. Hydrophytes = plantes aquatiques.

Hg. Hygrophiles = plantes des lieux humides.

S. Silvestres = plantes des bois.

N. Néolithiques (d'après CLÉMENT-REID).

<i>Batrachium aquatile</i>		N	Hd
<i>Ranunculus Sardous</i> CRANTZ.			Hg
» <i>repens</i> L.		N	Hg
<i>Raphanus maritimus</i> SM.			
<i>Nasturtium officinale</i> R. BR.			Hg
<i>Silene gallica</i> L.			
<i>Stellaria media</i> WITH.		N	
<i>Vitis vinifera</i> L. (graine non mûre)			
<i>Linum angustifolium</i> HUDS.			
* <i>Rhamnus Frangula</i> L.		N	S
<i>Prunus spinosa</i> L.		N	S

(1) GADECEAU, E., *loc. cit.*, III, pp. 1 et 7.

*	»	<i>trichoides</i> CHAM.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
*	»	<i>pectinatus</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	Hd
*	»	<i>densus</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
		<i>Ruppia!</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	Hd
		<i>Zannichellia repens</i> BOEN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
*	»	<i>pedunculata</i> REICH.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
*		<i>Naias major</i> ALL.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	Hd
*		<i>Heleocharis uniglumis</i> LAM.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
*		<i>Scirpus lacustris</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	Hd
	»	<i>Tabernæmontani</i> GM.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Hd
		<i>Carex</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
		<i>Phragmites communis</i> TRIN.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	Hg
*		<i>Taxus baccata</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	S
		<i>Pteris Aquilina</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	S

Mousses :

Fontinalis! antipyretica ? L.*Eurhynchium Swartzii* (TURN.). B. S.*Hyocomium flagellare* (DIKS). B. S.*Drepanocladus fluitans* (L.). WARNST.» *exannulatus* (GUEMB.) WARNST.» *aduncus* (SCH.).var. *pseudofluitans* SENIO.var. *Kneiffii* B. S.

La liste ne comprend que les seules espèces ayant pu être déterminées avec certitude. J'ai cru devoir éliminer celles qui figurent sur mes listes précédentes avec le signe (?). Il en est de même pour le *Sonchus palustris* L. De nouveaux matériaux, nous conduisant à de nouvelles études sur ce point, ne nous ont pas montré une certitude absolue ⁽¹⁾.

Analyse de la florule subfossile de Ster-Vras. — La liste que j'ai publiée en 1916 ⁽²⁾ se trouve portée à 70 espèces ayant pu être déterminées avec certitude, toutes espèces vivantes à notre époque dans la région, mais dont 28, pour la plupart Hydrophytes n'ont jamais été constatées par moi dans l'île au cours des explorations poursuivies en toutes saisons, pendant plusieurs années, pour l'établissement de mon Essai de géographie botanique.

Les échantillons de tourbe prélevés à la limite extrême des plus basses mer se sont montrés les plus riches en espèces

⁽¹⁾ Les coupes microscopiques de bois effectuées par M. THIL et les graines montées sur carton par Mme ELEANOR REID, qui ont servi à établir cette liste, sont déposées au Muséum National où l'on peut les consulter.

⁽²⁾ GADECEAU (E.), *loc. cit.*, III, p. 7.

variées. Presque toutes celles de la florule y sont représentées souvent en bon nombre. Les espèces les plus abondantes dans les dépôts sont : *Potamogeton natans* L. ; *Rubus fruticosus* L. ; *Alisma Plantago* L. ; *Ruppia* sp. ; *Naias major* All. ; *Myriophyllum spicatum* L. ; *Alnus glutinosa* L.

On remarquera particulièrement dans la liste générale :

Potamogeton trichoides CHAMISSE. — Actuellement rare en Bretagne.

Potamogeton obtusifolius M. K. — Très rare dans le Morbihan.

Naias major ALL. — Actuellement inconnu dans le Morbihan.

Ces déterminations, vérifiées par moi, font le plus grand honneur à M^{me} ELÉANOR REID.

Il faut aussi noter un assez grand nombre de *Carex* dont l'espèce n'a pu être déterminée avec certitude.

Les arbres et arbrisseaux sont au nombre de 13. Ils peuvent donner lieu aux observations suivantes :

RHAMNUS FRANGULA L. — *Bourdaïne*.

Racine, tige, branches, graines.

CHASLE DE LA TOUCHE constate qu'on ne voit pas actuellement de Bourdaïne à Belle-Ile où je ne l'ai jamais rencontrée moi-même. Cet arbrisseau est très répandu dans les tourbières plates boisées d'après G. SCHMITZ (*loc. cit.*).

PRUNUS SPINOSA L. — *Prunier sauvage*.

Tige, fragment, rameaux, graines.

PIRUS COMMUNIS L. — *Poirier sauvage*.

Tige ou rameau ! écorce extérieure ?

PIRUS MALUS L. — *Pommier sauvage*.

Un arbre debout à Deuborh ; graines à Ster-Vras.

Le Pommier n'a pas été trouvé jusqu'ici dans les tourbes néolithiques. M. C. REID écrit : « Quoique les Romains cultivassent à la fois
« les deux espèces *P. communis* et *P. Malus*, toutes les graines que
« j'ai vues des dépôts romains de la Grande-Bretagne, appartiennent
« au *P. Malus*. »

FRAXINUS EXCELSIOR L. — *Frêne*.

Branche très comprimée.

ULMUS CAMPESTRIS L. — *Orme*.

Ecorce extérieure et écorce fibreuse ; fragment de bois.

La présence de cet arbre dans ces tourbes néolithiques, prouve que

contrairement à mes conclusions de l'*Essai*, l'Orme est bien spontané à Belle-Ile où il est actuellement assez répandu autour des villages. C'est donc avec raison que CHASLE DE LA TOUCHE le considèrait comme l'un des demeurants du temps où l'île était boisée.

MYRICA GALE L.

Graine.

N'existe pas actuellement dans l'île, qui d'ailleurs n'offre pas de stations convenant à cet arbrisseau, très répandu dans les marais tourbeux de l'Ouest de la France, souvent même dans les tourbières bombées à *Sphagnum*, *Drösera*, *Oxycoccus*, etc.

BETULA ALBA L. — *Bouleau*.

Fragment de branche ayant perdu une partie circulaire de son écorce ce qui lui donne l'aspect d'un bois travaillé.

La variété *pubescens*, considérée par un bon nombre de botanistes comme espèce distincte est répandue dans les marais tourbeux, surtout dans les régions septentrionales. On ne peut préciser si l'échantillon de Belle-Ile appartient à cette variété. On voit quelques Bouleaux *plantés* çà et là à Belle-Ile.

ALNUS GLUTINOSA L. — *Aulne*.

Bois, branches, rhytidome, charbon à structure bien conservée, graine.

Espèce très répandue dans les dépôts. N'existe pas actuellement dans l'île. Commune dans les dépôts néolithiques de l'Angleterre et de l'Ecosse et dans nos marais tourbeux actuels en France. D'après H. POTONJÉ, l'Aulne ne prospérerait que dans les *tourbières plates boisées*.

CORYLUS AVELLANA L. — *Noisetier*.

Tiges, bois, rameaux, éclats, fruits bien conservés.

Suivant le P. LE GALLEN, « de mémoire d'homme on n'a jamais vu un Noisetier à Belle-Ile (*loc. cit.*) si ce n'est rarement dans les plantations. Abonde dans les dépôts néolithiques de toute la Grande-Bretagne.

QUERCUS ! SESSILIFLORA SM. ? — *Chêne Rouvre*.

Arbre submergé à Deuborh. Tiges, branches, éclats de tiges à Ster-Vras, l'une d'elle paraissant avoir été fendue transversalement ; charbon à structure bien conservée.

M. THUILLER penche pour l'espèce *sessiliflora* plutôt que *pedunculata* en raison de la disposition et de la décroissance du diamètre des vaisseaux (Accroissements très faibles).

SALIX SP. — *Saule*.

Fragment de bois ; feuilles ?

TAXUS BACCATA L. — *If*.

Tige paraissant avoir été coupée avec un instrument tranchant (16 accroissements au centimètre) ; assez bonne conservation, fentes peu nombreuses (THIL).

La présence de l'*If* dans ces tourbes justifie l'opinion des botanistes qui, comme CROUAN frères le considèrent comme spontané en Bretagne ; j'en ai vu quelques baliveaux dans la forêt de Paimpont (Ille-et-Vilaine). Il se répand d'ailleurs assez facilement par les oiseaux qui mangent ses baies.

D'après M. GUINIER (*loc. cit.*) le bois de l'*If* était spécialement recherché dans l'antiquité pour faire des arcs. Actuellement, cet arbre ne se voit dans l'île qu'à Bruté où quelques pieds ont été plantés par Trochu.

Commun dans les tourbes néolithiques submergées de la vallée de la Tamise, en Ecosse, Finlande, etc.

On remarquera que, sur la liste des 70 espèces des tourbes submergées de Ster-Vras, 16 sont des espèces sylvestres (S.). D'après H. POTONIÉ, il n'y a pas de grands arbres dans les tourbières bombées (à *Sphagnum*), de même que les Aulnes ils ne prospèrent que dans les tourbières plates ⁽¹⁾.

Outre les observations que je viens d'exposer, les quantités innombrables de feuilles superposées qui forment ces tourbes feuilletées, la faiblesse des accroissements constatée chez tous les arbres énumérés ci-dessus, montrent bien que nous sommes en présence de véritables *forêts* et non de bois comme on l'a écrit ⁽²⁾.

Influence de la salure. — La présence d'un certain nombre d'espèces habitant de préférence les eaux saumâtres nous indique que la mer n'était pas très éloignée. Telles sont les *Potamogeton pectinatus* L. ; *Zannichellia* sp. ; *Ruppia* sp. ; *Scirpus Tabernæmontani* GMEL. Cependant ces espèces ne sont pas des Halophytes exclusives, sauf peut-être les *Ruppia*, elles se contentent souvent d'eaux à peine salées, et même parfois d'eau douce. Nous savons que ces plantes des eaux saumâtres remontent fort loin, dans l'intérieur, à la faveur

⁽¹⁾ POTONIÉ (H.), *loc. cit.*, p. 46.

⁽²⁾ *Bull. Soc. Géographie*, t. XXXI, 1916-17, fasc. n° 3.

des cours d'eau. C'est ainsi que la Grande Brière, vaste tourbière plate, tout à fait comparable à celle qui nous occupe, située près de l'embouchure de la Loire, à environ 6 kilomètres de Saint-Nazaire, nous montre le long du cours du Brivet, qui la traverse, toute une série d'Halophytes exclusives mêlées à des Hydrophytes d'eau douce et que nous voyons le *Polypogon monspeliensis* DESF., que CONTEJEAN classe dans les maritimes exclusives, remonter la Loire par le canal maritime jusqu'aux Champs-neufs, à 29 kilomètres de l'embouchure, où la salure est à peine sensible.

La tourbe de l'intérieur du vallon de Bortifaouen nous a fourni les mêmes espèces que celle de l'anse de Ster-Vras, en y ajoutant le *Carex flava* L., et l'absence des Halophytes exclusives est ici d'autant plus remarquable que ce vallon se termine aujourd'hui, à la plage de Ster-Vras, par un petit marécage à *Glyceria maritima* WALH. ; *G. procumbens* DUM. ; *Triglochin maritimum* L. ; *Suaeda maritima* DUM. ; *Salicornia herbacea* L.

Espèces rudérales. — Quelques espèces, qu'on trouve actuellement plus ou moins dans le voisinage de l'homme : *Stellaria media* VIT. ; *Sonchus oleraceus* L. ; *S. asper* VIL. ; *Solanum nigrum* L. ; *Chenopodium album* L. ; *Atriplex patula* L. ; *Polygonum aviculare* L. etc., ont dû être amenées par le cours d'eau ou par les oiseaux. La présence de ces espèces rudérales vient s'ajouter aux autres indices de la présence d'un homme ayant acquis un commencement d'industrie.

Faut-il faire état d'une seule graine de raisin non mûre ? *Vitis vinifera* L., ou bien n'y voir qu'une introduction accidentelle dans les dépôts ? Nous devons rappeler cependant que M. C. REID a déjà relevé la présence de graine de raisin dans la tourbe littorale du Croisic, étudiée par M. J. WELSCH⁽¹⁾.

Prédominance des Hydrophytes. — La liste générale comprend 20 Hydrophytes absolus (dont 9 espèces de *Potamogeton*), et 21 Hygrophiles.

Absence des espèces méridionales. — M. Clément REID, avec sa grande expérience de ce genre de recherche, signale l'intérêt que présente l'examen de dépôts au travers desquels circulent des eaux courantes. « Ces cours d'eau apportent non seulement

(¹) WELSCH, *loc. cit.*, II, p. 211.

« les graines des plantes aquatiques et de marais qui vivaient
 « sur les lieux, mais aussi une variété de plantes des lieux secs
 « et d'arbres qui croissaient sur les rives sablonneuses ou rocaill-
 « leuses surplombant le lit de la rivière. Ils apporteront aussi
 « des graines de nombreuses espèces croissant quelque peu plus
 « loin et qui furent transportées par les oiseaux ou tombées des
 « branches surplombantes, ainsi que des graines ailées dissé-
 « minées par le vent » (1). Telles sont ici les *Rubus fruticosus* L. ; *Solanum dulcamara* L. ; *Teucrium Scorodonia* L. ; *Polygonum Hydropiper* L. ; *Nasturtium officinale*, L., etc. D'autres, venues de l'intérieur du vallon par la même voie : *Ranunculus sardous* CRANTZ ; *Ranunculus repens* L. ; *Silene gallica* L. ; *Linum angustifolium* HUDS. ; *Ænanthe peucedanifolia* POL-
 LICH ; *Galium cruciata* SCOP. ; *G. verum* L. ; *Ajuga reptans* L. ; *Polygonum Convolvulus* L., etc.

Comment n'être pas frappé de l'absence complète, dans ces dépôts où elles auraient dû arriver par la même voie, de toutes les espèces méridionales et même méditerranéennes actuellement vivantes à Belle-Ile, énumérées au nombre de 54 dans mon *Essai* (p. 116). N'y a-t-il pas là une preuve du changement de climat survenu postérieurement à l'époque des tourbières ?

Je rappellerai seulement ici les plus remarquables de ces espèces. Celles précédées du signe + trouvent actuellement à Belle-Ile leur extrême limite Nord :

Malva nicæensis CAV. ; *Lavatera arborea* L. ; *Erodium malacoides* WILLD. ; + *Medicago littoralis* RHODE ; *Trifolium suffocatum* L. ; *Lotus parviflorus* DESF. ; *Vicia bithynica* L. ; *Scolymus hispanicus* L. ; + *Tolpis umbellata* PERS. ; *Crepis bulbosa* TAUSCH. ; + *Cuscuta Godronii* DESM. ; + *Linaria commutata* BERNH. ; *Eufragia latifolia* GRIS. ; *Trixago Apula* STEV. var. *bicolor* DC. ; *Asterolinum stellatum* HFFG. ; *Euphorbia Peplis* L. ; *Scirpus Holoschænus* L. ; *Adiantum capillus-veneris* L.

L'ensemble de la Flore subfossile est septentrionale, quoique nullement arctique. Elle concorde bien avec le pauvre assemblage que M. REID trouve ordinairement dans les Forêts submergées du Sud de l'Angleterre (2). Elle correspond aussi, assez

(1) REID (Clément), *loc. cit.*, I, p. 49

(2) *Ibid.*, *loc. cit.*, II, p. 104.

bien, aux espèces relevées par MM. J. WELSCH et Cl. REID dans les autres dépôts de tourbe littorale de l'Ouest de la France.

Mousses. — M. DIXON a bien voulu examiner les débris de mousses, souvent infimes, recueillis dans les tourbes de Ster-Vras. Voici le résultat de ses intéressantes observations :

Mme EL. REID m'écrivait : « Il y a une mousse dont les tiges
« sont coriaces et comme métalliques et montrent très rare-
« ment des feuilles y attachant encore. Cette mousse apparaît
« en très grande abondance dans presque tous les dépôts et
« dans plusieurs cas emmêlée au matériel de telle façon qu'il
« est difficile de l'en extraire. »

FONTINALIS ! ANTIPYRETICA L ? M. DIXON a pu rapporter la mousse dont il s'agit au genre *Fontinalis*, genre tout à fait aquatique et il lui semble à peu près certain qu'elle appartient au *F. antipyretica*, espèce qui croît dans les fleuves, les ruisseaux, les lacs et les mares, « jamais dans les étangs ou dans les tourbes ». Les débris recueillis consistent en une foule de tiges noires, un peu ramifiées, raides, coriaces, montrant de faibles traces de feuilles espacées, décurrentes. Toutefois, çà et là, quelques feuilles suffisamment entières, à la base seulement, ont permis d'établir leur identité avec le genre *Fontinalis*.

EURHYNCHIUM SWARTZII (Turn.) ; B. S. N'est nullement une espèce des tourbes ni des étangs, mais des haies, des prés humides. Elle se trouve pourtant ici dans les échantillons de tourbe prélevés à la limite des plus basses mers.

HYCOMIUM FLAGELLARE (Diks.) B. S. Cette espèce ne croît jamais dans les eaux calmes ou stagnantes, mais toujours dans les eaux torrentielles, attachée aux rochers siliceux, parfois simplement sur des rochers arrosés par des suintements ; d'après M. DIXON, c'est une mousse d'une distribution plutôt limitée, confinée de l'Ouest de la Norvège à l'Espagne et Portugal et de la Grande-Bretagne à la Bavière.

DREPANOCLADUS FLUITANS (L.) Warnst. Mousse des mares et des étangs ; assez répandue à Ster-Vras dans les différentes zones de tourbe, depuis la limite des plus basses mers, jusque dans l'intérieur du vallon de Bortifaouen.

DREPANOCLADUS EXANNULATUS (Guemb.) Warnst, détermination presque certaine. Mousse des tourbes et des étangs.

DREPANOCLADUS ADUNCUS (Sch.), var. *pseudo-fluitans* Senio et

var. *Kneiffii* B. S. Cette espèce habite le bord des mares, des étangs.

En résumé, à l'exception de l'*Eurhychium Swartzii*, il y a là un ensemble de mousses aquatiques ou tout au moins hygrophiles, trahissant la présence d'un cours d'eau probablement à régime torrentiel, devenu peut-être en vertu de quelque vague tradition : Ster-Vras (la Grande-rivière). Ce cours d'eau traversait la tourbière boisée et formait çà et là des mares, des étangs, plus ou moins étendus et plus ou moins profonds.

Diatomées. — Les Diatomées, examinées par M. le Dr FORTI, de Vérone, appartiennent pour la plupart aux genres *Pinnularia* et *Epithemia* ; il y a aussi des spicules de Spongiaires. *Euspongella lacustris* ; le tout appartient aux formations typiques d'eau douce.

Insectes. — Malgré l'état très incomplet des échantillons d'insectes que je lui ai communiqués, M. P. LESNE Assistant au Museum National, a pu déterminer 19 espèces qui sont :

Platysma nigrum Schall ; *Pseudophonus ruficornis* Fr. ; *Ilybius* sp. ; *Dyticus punctulatus* F. ; *Gyrinus bicolor* F. ; *Gyrinus suffriani* Scriba ; *Limnoxenus oblongus* Herbst ; *Cyclonotum orbiculare* Fr. ; *Hister quadrimaculatus* L. ; *Ontophilus sulcatus* F. ; *Apion æneum* F. ; *Dorcadion fuliginator* L. ; *Donacia clavipes* Fr. ; *Donacia polita* Kunze ; *Sisyphus Schœfferi* L. ; *Onthophagus ovatus* L. ; *Onthophagus nuchicornis* L. ; *Onthophagus vacca* L. ; *Geotrypes ! pyrenæus* Charp. ?

Cette liste comprend une série d'espèces appartenant, pour la plupart, à l'ordre des Coléoptères. On y voit 8 espèces aquatiques qui fréquentent exclusivement les eaux douces et notamment les eaux stagnantes (*Limnoxenus*, *Ilybius*, etc.). Parmi ces espèces, les *Donacia* sont des phytophages inféodés aux Phanérogames aquatiques. Le *Donacia clavipes* vit à l'état de larve sur le *Phragmites communis*. Les 11 autres espèces sont purement terrestres, épigées à l'état adulte (*Platysma*, *Pseudophonus*, *Dorcadion*), saprophiles (*Ontophilus*) ou coprophiles (*Sisyphus*, *Onthophagus*, *Geotrypes*, *Hister*).

La présence du *Dorcadion fuliginator* et celle d'un nombre relativement important d'espèces coprophages, impliquent l'existence dans ces lieux de Mammifères herbivores. M. LESNE soupçonne que les débris de plusieurs des espèces terrestres

doivent provenir d'excréments d'oiseaux. Les Chrysomèles du genre *Donacia* se présentent comme des races chromatiques actuellement éteintes ¹.

Au point de vue de la modification des faunes le cas du *Donacia polita* mérite de retenir l'attention. Alors que toutes les espèces mentionnées ci-dessus habitent encore la région, celle-ci ne se rencontre aujourd'hui que dans la zone méditerranéenne (Espagne, Sardaigne, Italie, Croatie, Dalmatie, Algérie).

Cette émigration vers le Sud, depuis le début de la période géologique actuelle forme un curieux contraste avec le caractère plutôt septentrional des autres espèces (²).

CONCLUSIONS

Les tourbes submergées de Ster-Vras sont aujourd'hui recouvertes de 5 mètres d'eau, aux grandes marées d'équinoxe. Les arbres enracinés debout de Deuborh sont à peu près situés à la même profondeur. Il ne saurait être question ici d'une compression de la couche sous-jacente, puisque ces arbres sont enracinés sur les débris de la roche elle-même. Nous sommes donc incontestablement en présence d'un changement de niveau dû à l'affaissement du sol ou à l'empiétement de la mer.

Le géologue le plus autorisé en ce qui concerne le littoral breton : Ch. BARROIS, estime que nombre de golfes, de chenaux, entre les îles méridionales de la Bretagne, peuvent être considérés comme d'anciennes vallées continentales, creusées à l'air

¹ LESNE, Pierre, *loc. cit.*

(²) M. LESNE veut bien me communiquer quelques déterminations nouvelles d'insectes des tourbes de Ster-Vras, que d'autres échantillons lui ont permis de faire tout récemment.

Carabidae. — 1. *Poecilus lepidus* LESKE.

Espèce répandue dans l'Europe septentrionale et moyenne et dans la Sibérie occidentale.

2. *Steropus madidus* F.

Europe tempérée notamment dans toute la France et l'Allemagne.

Hydrophilidae. — 3. *Philydrus* sp.

Les *Philydrus* vivent tous dans les eaux stagnantes.

Chrysomelidae. — 4. *Phyllodecta laticollis* SUFFR.

Toute l'Europe et la Sibérie se développe sur les feuilles des *Populus Tremula* L. et *P. alba* L.

libre au début de l'époque tertiaire « envahies par les eaux marines à l'époque quaternaire » ⁽¹⁾.

LAPPARENT nous dit que vers la fin de la période pléistocène l'humidité extrême engendrée d'abord par les pluies de la période glaciaire a reparu et c'est alors que le régime des tourbières s'est établi : la civilisation *néolithique* était alors en plein développement ⁽²⁾. Toutes mes observations concourent à rattacher nos tourbières de Belle-Ile à cette époque.

En dehors des silex travaillés et autres objets préhistoriques relevés dans ces tourbes, la présence de l'homme y est attestée par le crâne humain de Ster-Vras, par les débris de charbon, et cet homme était déjà arrivé à un certain degré de civilisation ainsi qu'en témoignent :

1° Les bois coupés par un instrument tranchant ;

2° Les insectes coprophages impliquant la présence de mammifères herbivores, peut-être animaux domestiques ?

3° Un certain nombre de plantes rudérales qui semblent accompagner l'homme dans ses migrations.

Le caractère septentrional de la flore, sans être aucunement arctique répond parfaitement à celle des tourbières néolithique de l'Europe. 38 espèces de notre liste figurent dans le tableau de ces espèces, dressé par M. Clément REID ⁽³⁾.

L'emploi de la granulité et des silex pour la confection des outils préhistoriques du Potager, de même que la présence fréquente du Chêne et de l'Orme dans les dépôts, supposant une vallée relativement abritée des vents de mer que ces arbres redoutent, constituent tout au moins une présomption en faveur de l'hypothèse du rattachement de Belle-Ile au continent à l'époque néolithique.

La connaissance du climat qui régnait alors offre un réel intérêt au point de vue de l'origine de notre flore actuelle et de ses vicissitudes. Le changement des conditions climatiques, depuis la période néolithique est ici mis en évidence de la façon la plus nette. Le caractère de la flore actuelle de Belle-Ile est absolument xérophile. Tous les Hydrophytes y sont rares ou font

⁽¹⁾ BARROIS Ch., *loc. cit.*

⁽²⁾ LAPPARENT (A. de), *loc. cit.*, p. 1708.

⁽³⁾ REID Clément, I, p. 171-179. Appendix,

défaut, tandis que la flore subfossile de Ster-Vras se compose surtout de véritable Hydrophytes : *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Naias*, *Ruppia*, *Zannichellia* etc.

Nous avons vu déjà qu'aucune des espèces méditerranéennes qui remontent aujourd'hui jusqu'à Belle-Île, où plusieurs d'entre elles trouvent leur limite Nord ne s'y rencontre, alors que beaucoup d'espèces ubiquistes actuelles de l'intérieur de l'île y figurent.

Cette absence, si frappante, semble indiquer qu'à l'époque de nos Forêts submergées le Gulf-Stream, que LAPPARENT considère comme un phénomène relativement très moderne, n'existait pas encore et que c'est à lui que l'on doit l'apparition sur nos côtes occidentales de ces espèces méridionales et même lusitaniennes, qui remontent aujourd'hui vers le Nord jusque dans le Sud de l'Angleterre.

Si nous cherchons enfin à nous rendre compte de la *Formation* végétale représentée par les restes que la tourbe nous a si bien conservés, nous voyons une Formation d'eau douce, avec une certaine pénétration de l'élément salin affaibli, qui prouve toutefois que la mer n'était pas très éloignée. Cette Formation était traversée par un cours d'eau probablement alors à régime torrentiel. Elle répond parfaitement à la *Tourbière plate boisée* de SCHMIDTZ ⁽¹⁾ et de POTONIE : « Flach moore » composée de phanérogames et de mousses du genre *Hypnum*, Formation qu'il ne faut pas confondre avec la *Tourbière bombée* : « Hoëchmore », à *Sphagnum*, dont la végétation est très différente. Celle-ci succède à la première si les circonstances viennent à empêcher l'eau de pénétrer encore la tourbière et que l'alimentation devient difficile pour les végétaux. Pour peu que le climat soit particulièrement humide les *Sphagnum*, *Eriophorum*, *Rhynchospora* *Oxycocco*s apparaissent. C'est de ces tourbières que la littérature géologique nous parle le plus souvent. Les tourbes stratifiées de Ster-Vras représentent au contraire, la *Tourbière plate* et caractérisent la *Forêt submergée*. Celles du Potager et des vallons se rapportent aux tourbières des vallées de LAPPARENT ⁽³⁾.

⁽¹⁾ SCHMIDTZ (G.), *loc. cit.*, p. 17-18.

⁽²⁾ POTONIE (N.), *loc. cit.*, p. 24.

⁽³⁾ LAPPARENT (A. de), *loc. cit.*, pp. 354, 355.

BIBLIOGRAPHIE

- BARROIS (Ch.). — Sur la Répartition des îles méridionales de Bretagne, etc. Extr. *Ann. Soc. géol. Nord*, t. XXVI, p. 2; 3 février 1897.
- CAYEUX (L.). — Les tourbes immergées de la côte bretonne dans la région de Plougasnou-Primel (Finistère). Extr. *Bull. Soc. géol. France*, 4^e série, t. VI, p. 142 (1906).
- CHASLE DE LA TOUCHE. — *Histoire de Belle-Ile-en-Mer*, Nantes, Vincent Forest, 1852.
- CLOSMADÉUC (Dr de). — Découverte de Cists tumulaires à Belle-Ile, en 1896. *Bull. Soc. polymathique du Morbihan*, 2^e semestre 1902, p. 305.
- FERRONNIÈRE (G.). — Etudes biologiques sur les zones supra-littorales de la Loire-Inférieure Extr. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest* (1904).
- GADECEAU (Emile). — I. Essai de Géographie botanique sur Belle-Ile-en-Mer. Extr. *Mém. Soc. Sc. nat. et mathém.*, Cherbourg, t. XXXIII, 1903.
- II. Supplément à l'essai de Géographie botanique sur Belle-Ile-en-Mer. Extr. *Mém. Soc. Sc. nat. et mathém.*, Cherbourg, t. XXXV, 1905-1906.
- III. Les Forêts submergées de Belle-Ile-en-Mer. *Bull. Institut Océanographique*, Monaco, 15 juillet 1916.
- IV. Les Forêts submergées de Belle-Ile-en-Mer. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXIII, n° 1, 3 juillet 1916.
- V. Les Forêts submergées de Belle-Ile-en-Mer. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVII, n° 19, 4 novembre 1918.
- GESLIN DE BOURGOGNE. — Du mouvement de la mer sur les côtes de Bretagne et de Normandie. Extr. *Mém. Congrès Scient. France*, 38^e session, Saint-Brieuc (1872).
- GUINIER (Ph.). — Contribution à l'histoire de la végétation dans le bassin du lac d'Annecy. Extr. *Bull. Herbier Boissier*, 2^e série, t. VIII (1908).
- LAPPARENT (A. de). — *Traité de géologie*, 5^e édition (1906).
- LE GALL. — *Flore du Morbihan*, Vannes (1852).
- LE GALLEN (R.-P.-Léandre). — *Belle-Ile. Histoire politique, religieuse et militaire*, Vannes, Lafolye, 1906.
- LE RAY (Louis). — *Belle-Ile-en-Mer, description et histoire*, 2^e édition, 1878.
- LESNE (Pierre). — I. Insectes subfossiles des tourbières sous-marines de Belle-Ile. *Bull. Museum*, n° 6, Paris, 1918.
- II. La faune entomologique subfossile des tourbières sous-marines de Belle-Ile. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVII, p. 538, 7 octobre 1918.
- NATHORST (Von A.-G.). — Eine Probe aus dem Torflager bei Lauenburg an der Elbe. In *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, IX Band, n° 44, 4 novembre 1894.
- POTONIE (Dr H.). — *Die Entstehung der Steinkohle*, etc. (Formation de la houille et des minéraux analogues y compris le pétrole). Traduction française par Gaspar Schmitz, prof. géol. à Louvain.
- REID (Clément). — I. *The Origin of the British Flora*, Dulau, London (1899).

Poulains
 le
 Pte des Poulain
 Sémaph
 Portugal
 X Ster Va
 Pte de Vinus Chénier
 Île de Rock Point
 Grotto de l'Apothéose
 Île en Oulure
 Sémaphore
 Îles et Martellin
 Port de Bondeau
 Basse Valer
 Port
 Port
 An
 Pte du la
 la Rion
 Îles Baguanières
 Rondanin
 Manduin
 Salem
 Pardoulin
 Hersau
 Pte de Herson
 Pte de Grandcous
 Pte de Hades
 Pte de Hades

Feet	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1000	500	1000	2000	3000	4000	5000	6000	7000	8000	9000	10000	11000	12000

13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
0
0
3
Hectio

REID (Clément). — II. *Submerged Forests*, Cambridge at the University Press (1913).

REID (Clément et Eleanor). — On the Pre-glacial flora of Britain (Extr. *Linnean Society's Journal-Botany*, vol. XXXVIII, January 1908, pl. 11-15).

SCHMITZ (Gaspar). — Formation sur place de la houille. Extr. *Revue des questions scientifiques*, avril 1906.

TROCHU (J.-L.) — *Création de la ferme et des bois de Bruté, etc., à Belle-Ile-en-Mer* (avec un atlas). Paris, Bouchard-Huzard, rue de l'Eperon, 7 (1846).

WELSCH (Jules). — I. Sur les dépôts de tourbe littorale de l'Ouest de la France. *C. R. Ac. Sc.*, 13 juin 1910.

— II. La tourbe littorale du Croisic, etc. Extr. *Bull. Soc. Sc. nat Ouest*, 3^e série, t. I (1914).

— III. Les lignites du littoral et les Forêts submergées de l'Ouest de France. Extr. de *L'Anthropologie*, t. XXVIII, 1917.

Maurice HÉRLANT
Agrége à l'Université de Bruxelles.

LA SEGMENTATION

DE L'ŒUF PARTHÉNOGÉNÉTIQUE

DE GRENOUILLE

J'ai montré dans un travail paru antérieurement ⁽¹⁾ que l'étude cytologique de l'activation artificielle de l'œuf de grenouille par piqure (méthode de BATAILLON), conduit à une conception du mécanisme de la parthénogenèse expérimentale dans laquelle l'application pure et simple de lois générales de dynamique cellulaire apporte une explication satisfaisante des faits observés. L'étude du développement des œufs parthénogénétiques, et spécialement celle de leur segmentation, fournit une nouvelle preuve du bien fondé de cette interprétation.

J'éliminerai donc dès maintenant de mon exposé tous les œufs piqués qui ne se segmentent pas. Ces œufs sont de deux espèces : ceux qui sont simplement activés, et ceux où l'inoculation de sang ou de lymphe, surajoutée à la piqure, produit d'emblée des conditions cytologiques incompatibles avec la formation d'un plan de segmentation. Le lecteur voudra bien se reporter à mon précédent travail pour tout ce qui se rapporte à l'un et à l'autre de ces types abortifs. Il importe toutefois de rappeler ici brièvement comment s'est faite la première segmentation et dans quelles conditions cytologiques elle laisse l'œuf après son achèvement.

BATAILLON ⁽²⁾ a établi que la segmentation de l'œuf parthénogénétique de grenouille n'est possible qu'à condition que le stylet, dont la pénétration a déclenché l'ensemble des manifesta-

⁽¹⁾ HÉRLANT M., Etude sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens. *Arch. de Biol.*, t. XXVIII, 1913.

⁽²⁾ BATAILLON E., Les deux facteurs de la parthénogenèse traumatique chez les Amphibiens. *C. R. Ac. des Sc.*, mars 1911.

tions dynamiques de l'activation (BRACHET) ⁽¹⁾, lui ait, en outre, inoculé une trace de sang ou de lymphe. Une réaction particulière se produit entre le protoplasme de l'œuf et cet élément étranger et donne lieu à la formation, à l'endroit de la piqure, d'un ou plusieurs asters accessoires. La croissance rapide de ceux-ci aboutit rapidement à la création d'une ou plusieurs *énergides accessoires*, qui tendent chacune à envahir un territoire protoplasmique aussi étendu que possible ; dans leur extension ces énergides accessoires ne luttent pas seulement entre elles : elles entrent aussi en conflit avec l'énergide « femelle » qui, ainsi que je l'ai montré, se développe autour du noyau de l'œuf à la suite de l'activation.

Les énergides accessoires, de formation plus récente que l'énergide femelle, réduisent progressivement l'étendue de celle-ci et la refoulent vers la périphérie de l'œuf. Il en résulte finalement — je laisse de côté les détails de ce processus — que la division du pronucleus femelle va se faire dans des conditions dynamiques très particulières. L'insuffisance de sa masse chromatique, conformément au rapport dont j'ai établi l'existence, détermine bien la formation d'un fuseau trop court, mais ce raccourcissement de l'axe mitotique se trouve compensé par une proximité plus grande de la membrane de l'œuf, c'est-à-dire du point d'appui indispensable de la formation du plan de segmentation. J'ai longuement exposé ces faits dans mon travail de 1913 et je n'y reviens plus. Il importe cependant, pour la compréhension de ce qui va suivre, d'insister une fois de plus sur le fait que c'est exclusivement à cette réduction de l'énergide femelle et à son refoulement vers la périphérie qu'il convient de réserver le nom de *second facteur de la parthénogenèse traumatique* ; celui-ci ne répond à aucune phase de la fécondation normale et représente, en dehors de l'activation proprement dite, un incident anormal, surajouté artificiellement : il est, à l'heure actuelle, le seul moyen dont nous disposons pour compenser, par une voie très détournée, l'impuissance de l'œuf vierge de *Rana* à édifier par lui-même une mitose capable d'aboutir en temps voulu à la formation d'un plan de segmentation.

On comprend donc fort bien, grâce à l'étude cytologique, que

⁽¹⁾ BRACHET, A., Etudes sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de *Rana fusca*. *Arch. de Biol.*, t. XXVI, 1911.

l'inoculation d'un élément du sang ou de la lymphe, sans intervenir en rien dans le mécanisme de l'activation proprement dite, puisse néanmoins être la condition essentielle de la *segmentation* de l'œuf activé. Il faut bien se pénétrer de cette idée que cette segmentation est ainsi *anormale par son essence même et dès le début*. Elle repose sur un trouble profond de l'individualité dynamique de l'œuf et les premières cellules auxquelles elle donne naissance ne sont pas des énergides, comme le seraient des blastomères normaux : ce sont des éléments cytologiques complexes, dont les divisions resteront anormales aussi longtemps que des *phénomènes de réglage* ne seront pas intervenus pour rétablir leur équilibre dynamique. Ces phénomènes de réglage constituent précisément la particularité la plus intéressante de la segmentation des œufs parthénogénétiques. L'œuf activé de *Rana fusca* présente en effet au plus haut point ce caractère d'avoir des localisations germinales étroites et définitivement stabilisées. Or, pour que celles-ci s'affirment par la formation d'un embryon bien constitué il faut que toutes les parties de l'œuf prennent part à la réalisation de ce résultat, et elles ne peuvent le faire qu'à condition que la segmentation soit correcte. Je viens de dire dans quelles conditions défavorables celle-ci débute ; l'existence dans les cultures parthénogénétiques, de larves parfaitement bien constituées prouve donc que des phénomènes régulateurs interviennent à un certain moment du développement.

*
* *

La segmentation de l'œuf parthénogénétique de grenouille présente à considérer trois types principaux ;

1° *La segmentation typique*, caractérisée par l'intervention d'une seule énergide accessoire ; les deux blastomères sont sensiblement égaux et contiennent chacun un noyau avec son centrosome, et un centrosome ou aster accessoire ;

2° *La segmentation en trois*, dans laquelle le plan de segmentation vient buter contre l'énergide accessoire restée indivise et se bifurque en isolant une cellule dépourvue de noyau ;

3° *La segmentation atypique*, caractérisée par la présence de plusieurs énergides accessoires et la formation de blastomères ayant des constitutions très différentes tant au point de vue nucléaire qu'au point de vue dynamique.

1. Segmentation typique

Ce cas est évidemment le plus intéressant parce que, comme l'indique la définition donnée plus haut, il réalise le minimum d'écart entre le développement parthénogénétique et le développement normal. La figure 1 nous dispensera de décrire longuement les deux premiers blastomères nés de la segmentation de l'œuf et qui, chacun, contiennent une énergide accessoire.

Si nous examinons un œuf un peu plus âgé, nous assistons à un phénomène intéressant et qui n'est, d'ailleurs, que la répétition de ce qui s'est déjà passé immédiatement avant la première segmentation. L'énergide accessoire, en effet, parcourt les



Fig. 1.



Fig. 2.

phases successives de son cycle plus rapidement que l'énergide femelle ; cet anachronisme se retrouve ici et, comme l'indique la figure 2, l'énergide accessoire contenue dans chaque blastomère s'est déjà divisée alors que celle qui entoure chaque noyau vient à peine d'atteindre son plus grand développement. Mais la division de l'énergide accessoire succède à une période d'effacement de ses irradiations, pendant laquelle l'énergide rivale, développée autour du noyau, se trouvait au contraire encore en plein accroissement. Par un phénomène exactement inverse de celui qui, dans l'œuf encore insegmenté, avait amené l'amoindrissement de l'énergide femelle, c'est maintenant, dans chaque blastomère, l'énergide accessoire qui se trouve réduite et refoulée vers la

périphérie. La comparaison des figures 1 et 2, qui sont des reconstitutions aussi fidèles que possible, montre bien cette réduction.

Un peu plus tard la situation relative des énergides se renverse de nouveau. Ainsi que le montre la figure 3, les deux petites énergides accessoires que contient maintenant chaque blastomère vont se trouver en présence, non plus d'une énergide en plein épanouissement, mais bien d'une énergide qui prépare sa division (2^e segmentation de l'œuf). Elles peuvent donc se développer à ses dépens et envahir une étendue plus ou moins considérable de protoplasme; dans le cas de l'œuf qui a été figuré ici, leur présence suffit à donner à l'énergide péri-nucléaire une



Fig. 3.

forme particulière et qui ne sera pas sans influence sur l'orientation que prendra l'axe du fuseau de la deuxième segmentation.

La deuxième division des œufs parthénogénétiques typiques revêt, pour ce motif, un aspect qui lui est propre. Je ne puis mieux le caractériser qu'en disant que l'axe des mitoses a une tendance à basculer et à se placer dans un plan fortement incliné sur le plan de l'équateur de l'œuf. Au lieu d'un sillon vertical, qui est de règle dans la segmentation normale, il se forme un plan de segmentation plus ou moins oblique, ou parfois même parallèle au plan équatorial. Il en résulte que dès la seconde division, chez l'œuf parthénogénétique, un ou deux des quatre noyaux-filles ont une tendance à émigrer vers les régions « végétatives » et riches en vitellus, les autres restant au voisinage du pôle supérieur.

Les figures 4a, 4b et 4c montrent fort bien cette disposition. Il s'agit de trois coupes horizontales, passant à trois niveaux différents d'un même œuf âgé de 4 heures et chez lequel la deuxième division est achevée ; la première (4a), passant par le tiers supérieur de l'hémisphère supérieur, montre trois cellules fortement inégales et dont deux seulement sont nucléées ; la seconde coupe (4b) passe à peu près par le tiers moyen ; elle

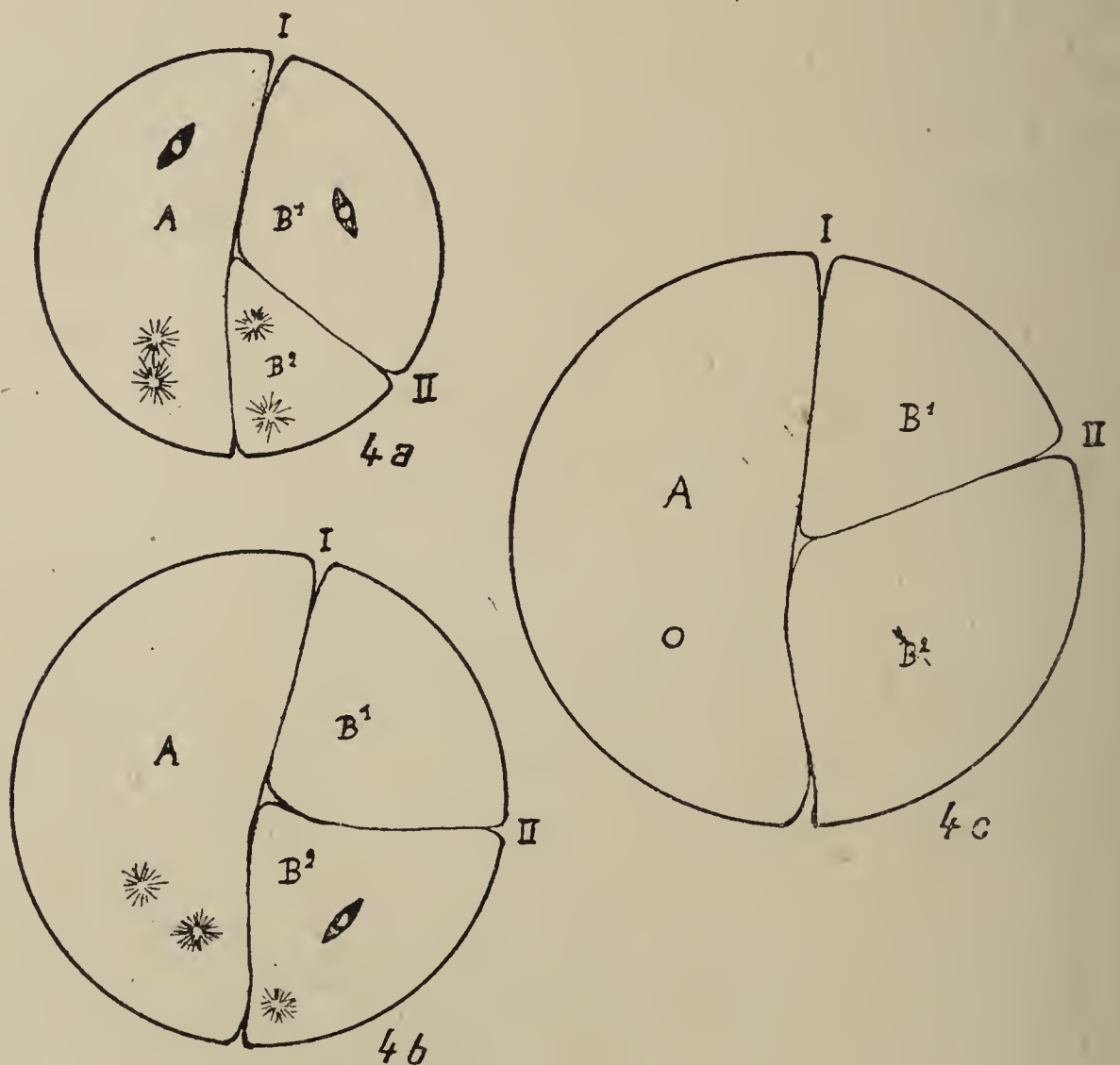


Fig. 4.

contient un noyau, qui apparaît dans la troisième cellule en même temps que se déplace le plan II, qui la sépare de sa voisine. Sur la dernière figure enfin (4c), correspondant à peu près au plan équatorial, un nouveau noyau se montre à l'intérieur de la grande cellule (A) ; l'inégalité des deux autres blastomères s'est rétablie au profit de celui qui était le plus petit sur la coupe 4a.

Cette disposition s'explique aisément. Le plan I représente le premier plan de segmentation ; il a divisé l'œuf en une cellule A

(restée indivise pour une raison qui sera donnée plus loin), et une cellule B, que le deuxième plan de segmentation (II) a divisée en B₁ et B₂. Ce plan II est nettement oblique, et non perpendiculaire à l'équateur comme le serait un plan II normal. Ce fait, joint à la hauteur très différente, par rapport à l'équateur de l'œuf, qu'occupent les noyaux des cellules B₁ et B₂, permet de rétablir par la pensée l'orientation qu'avait l'axe de la deuxième mitose de segmentation : le mouvement de bascule en direction verticale est évident et l'existence d'asters accessoires dans la cellule B₂ nous en montre la cause. Dans la cellule A, ainsi que le prouve la distance verticale considérable qui sépare les deux noyaux, le fuseau de la seconde division devait être à peu près perpendiculaire au plan équatorial. Si cette cellule A s'était segmentée c'eût été sans aucun doute par un plan parallèle à ce dernier. Il est probable que l'absence de segmentation de cette cellule est due à un retard dans la marche de la mitose, retard causé par le vitellus déjà abondant à ce niveau. Notons en effet que le noyau figuré en 4c est encore au repos alors que les trois autres sont déjà en division.

Un point important de l'histoire des œufs parthénogénétiques est le sort des asters accessoires. Dès la deuxième division, chez l'œuf parthénogénétique à segmentation typique, on ne peut plus guère parler d'*énergides* accessoires, tant il devient évident qu'en se multipliant les asters accessoires impriment de moins en moins, et à des zones de plus en plus réduites du protoplasme, le rythme propre qui en faisait jusqu'ici autant de territoires soustraits à l'unité dynamique de l'œuf. Dans les cellules où ils se trouvent on voit l'énergide péri-nucléaire les exclure progressivement, les reléguer vers la périphérie où ils n'occupent plus qu'un territoire protoplasmique très restreint. Ils se réduisent bientôt à de simples taches claires et disparaissent complètement, plus ou moins vite selon les œufs. Il arrive souvent que des blastulas parfaitement constituées contiennent encore, dans les grosses cellules vitellines, des traces d'asters accessoires.

L'œuf qui vient d'être décrit possède, on l'a vu, une cellule binucléée (A). J'ignore évidemment ce qu'il en serait advenu dans la suite de la segmentation. Mais, ainsi que l'ont montré les recherches de BRACHET sur les œufs polyspermiqes, des phénomènes régulateurs peuvent intervenir en pareil cas et

permettre finalement une segmentation très suffisante. Il n'est pas douteux que ces mécanismes eussent pu intervenir ici également, les phénomènes dont il s'agit n'étant que l'application de lois cytologiques très générales.

Les figures 5a, 5b et 5c se rapportent à un cas de réglage qui est d'une grande valeur démonstrative.

Il s'agit d'un œuf parthénogénétique âgé de 5 h. 1/2 ; la troi-

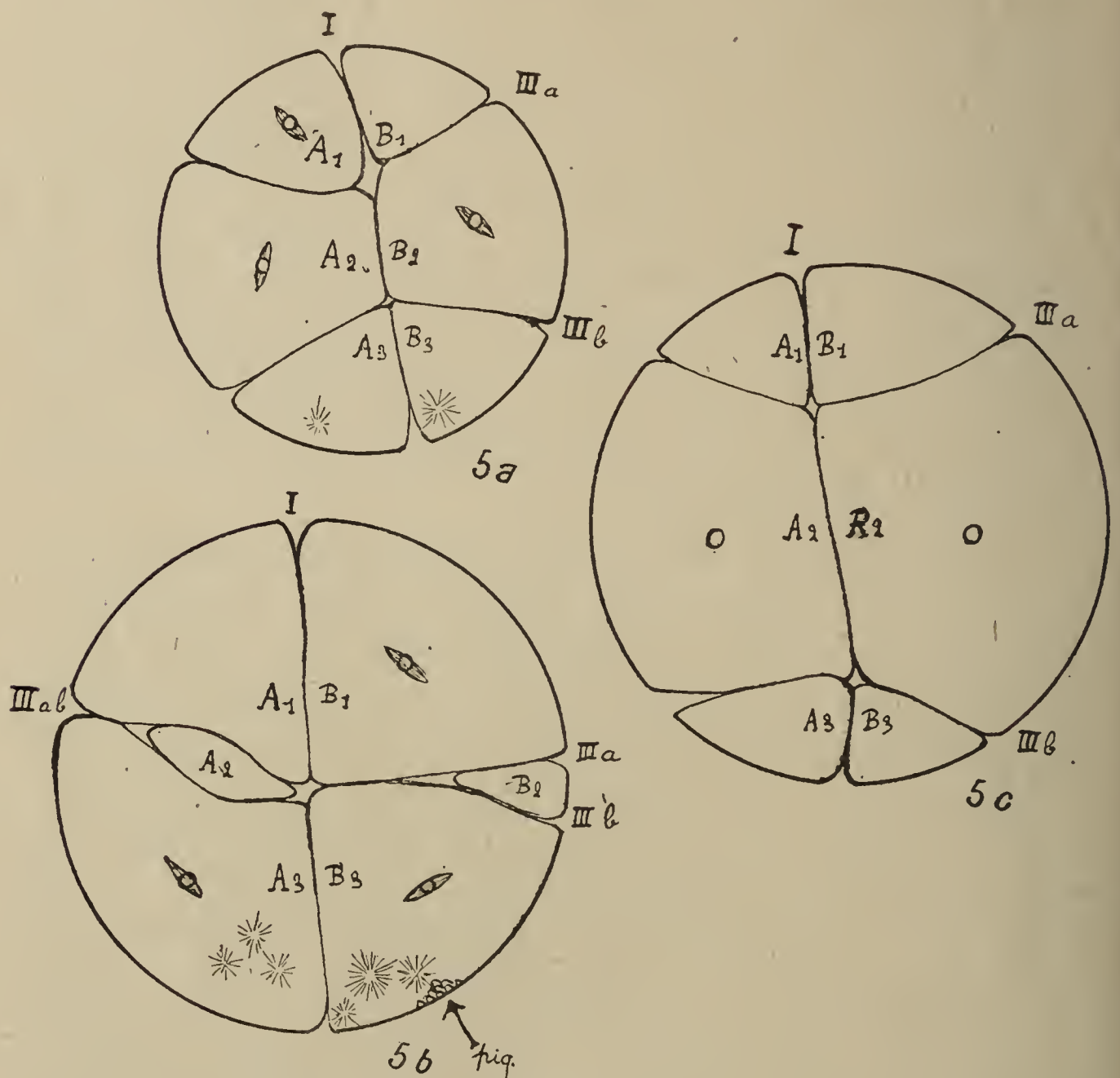


Fig 5.

sième division est achevée et la quatrième se prépare. Comme dans le cas précédent j'ai figuré trois niveaux caractéristiques.

Cet œuf est divisé en six cellules : quatre de ces cellules (A_1 , A_3 , B_1 et B_3) sont mononucléées ; le plan I s'étend jusqu'au pôle inférieur, les plans IIIa et IIIb jusqu'à peu de distance de ce point. A_3 et B_3 contiennent encore de petits asters accessoires.

Les cellules A_2 et B_2 sont binucléées et présentent une forme très particulière ; chacune d'elles est formée de deux portions élargies (fig. 5a et 5c) réunies, au niveau de l'équateur (fig. 5b), par un étranglement ; les noyaux occupent le centre des portions dilatées.

L'origine de la disposition des cellules et des noyaux de cet œuf paraît à première vue assez obscure. Elle s'explique en réalité fort bien si l'on se représente bien le mécanisme de la

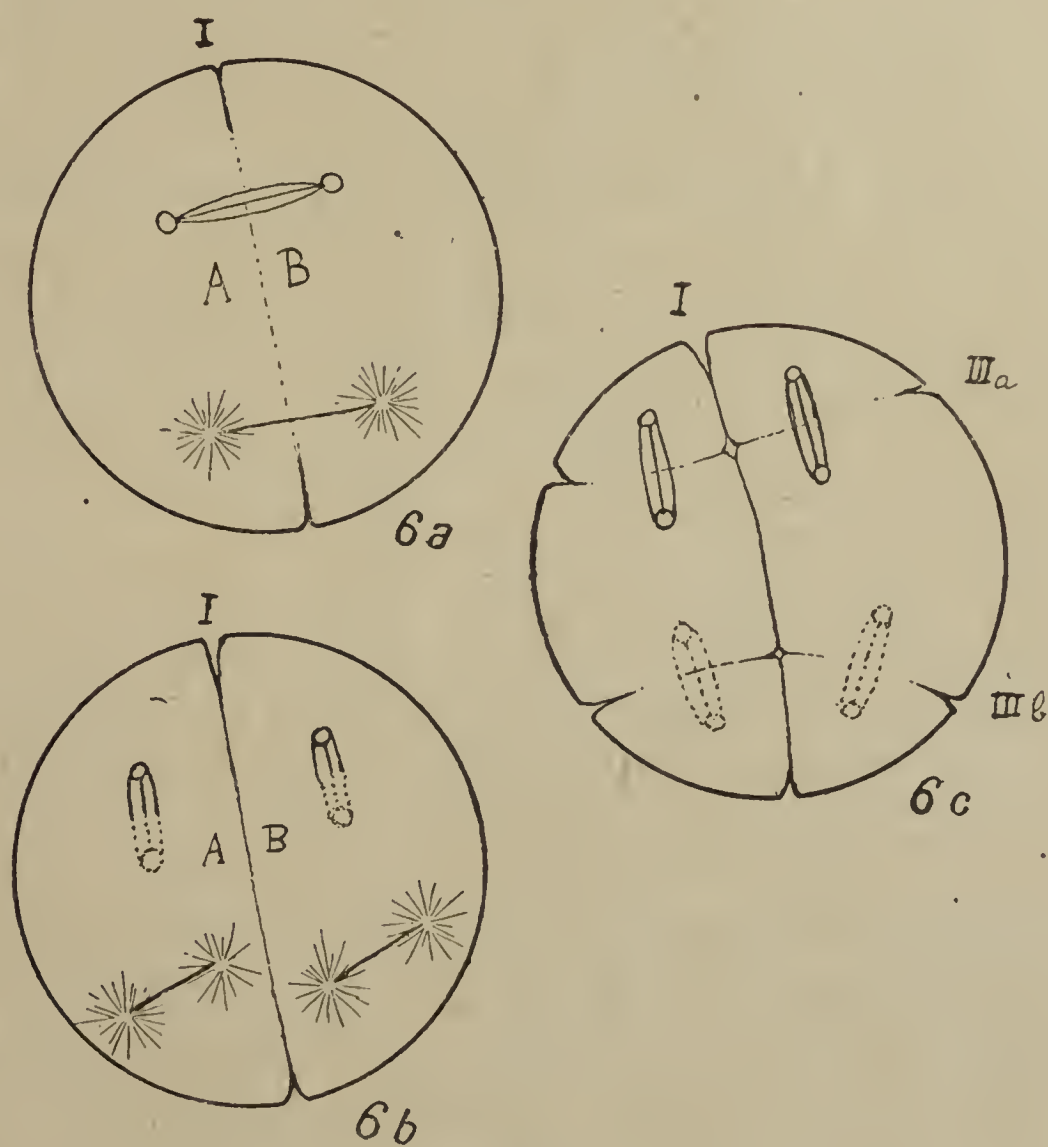


Fig. 6.

segmentation de l'œuf parthénogénétique et le rôle qu'y jouent les asters accessoires.

L'histoire de cet œuf jusqu'au moment où il a été fixé est résumée par les schémas 6a, 6b et 6c. La figure 6a montre comment s'est faite la première division. Le plan I a séparé deux blastomères (A et B), pourvus chacun d'un noyau avec son centrosome et d'une énergide accessoire. Celle-ci, dans la figure suivante, s'est déjà divisée alors que le fuseau mitotique est au contraire

encore en pleine évolution : n'ayant pu s'étendre (par suite de la présence des énergides accessoires) dans le plan horizontal, il a basculé de façon à occuper une position fortement inclinée — la partie inférieure de la mitose est représentée en pointillé.

Cette deuxième division a donné naissance à quatre noyaux, mais il n'y a pas eu de plan de segmentation et l'œuf comporte maintenant deux cellules binucléées : chacune de celles-ci contient un noyau situé vers le pôle supérieur et un autre, situé plus profondément ; les asters accessoires, localisés dans la région où se voit la cicatrice laissée par la piqûre (fig. 5*b*), occupent pour la plupart un niveau intermédiaire.

Ces quatre noyaux se sont divisés à leur tour et on peut, en s'aidant de la répartition de leurs huit descendants et de la posi-

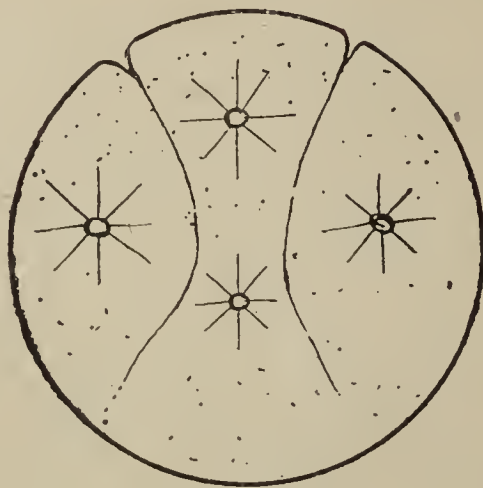


Fig. 7.

tion occupée par les asters accessoires, retrouver l'orientation qu'avaient les fuseaux mitosiques. J'ai essayé d'en donner une idée dans la figure 6*c*, qui permet de comprendre comment il résulte de tout cela que la troisième division a eu pour conséquence la formation de six cellules, dont quatre mononucléées.

La forme en bissac prise par les deux cellules binucléées s'explique aisément par l'adaptation mutuelle des huit énergides nucléées qui, à des niveaux différents, ont dû se mouler l'une sur l'autre ; un coup d'œil sur la figure 7, qui représente une moitié seulement de l'œuf, me dispensera d'entrer dans plus de détails ; elle représente une coupe sagittale, perpendiculaire à l'équateur, le plan I étant représenté par le plan du papier.

Cette disposition des énergides a une grande importance, car elle achève de donner à cet œuf son caractère essentiel, d'être

désormais *dans les meilleures conditions pour poursuivre son développement*. En effet :

1° Les asters accessoires, localisés dans une zone peu étendue et réduits à fort peu de chose, cessent manifestement d'intervenir dans la dynamique de l'œuf. Celle-ci est uniquement sous la dépendance des énergides nucléées provenant des divisions successives de l'énergide femelle : *l'individualité dynamique de l'œuf est donc reconstituée*.

2° Le jeu des diverses énergides assure leur répartition uniforme dans le protoplasme et, par conséquent, *la colonisation de l'ensemble de l'œuf par les noyaux indispensables à son développement*.

3° L'existence de deux cellules binucléées n'a ici aucune importance réelle, car ce même facteur a produit leur bipartition de fait par la formation du boyau très étroit qui, seul, réunit encore leurs deux énergides : *le réglage de la segmentation est ainsi assuré dès le début de l'ontogenèse*.

*
* *

Dans toute cette analyse j'ai toujours considéré que la segmentation d'un œuf ne se fait pas au hasard, qu'un plan n'a pas une direction quelconque ni une cellule une forme ou une autre sans une raison précise. Personne ne contestera qu'il en soit bien ainsi, mais on conçoit que la démonstration en est ordinairement difficile à donner. Dès qu'on s'écarte de la segmentation normale, où il est relativement facile de s'orienter et d'établir le déterminisme de chaque sillon, la filiation des blastomères présente des difficultés parfois insurmontables, surtout lorsqu'il s'agit d'un œuf du volume de celui de la Grenouille, dont l'étude nécessite le relevé et la combinaison de 150 à 200 coupes. J'ai exposé ci-dessus un cas exceptionnellement favorable, où ce travail de reconstitution présente certainement la plus grande probabilité d'exactitude ; il permet de comprendre comment un œuf parthénogénétique parvient à réparer le « mal nécessaire » (la présence d'asters accessoires) qui a été le prix de sa segmentation. Bien qu'ayant analysé une vingtaine d'œufs de ce même stade et *correctement segmentés*, ce n'est que chez deux ou trois que j'ai pu retrouver l'origine de chaque plan et rétablir la

direction de chaque fuseau mitotique. Il est donc fort possible que le réglage de la segmentation puisse encore être assuré par d'autres moyens que ceux qu'il m'a été donné d'observer. On peut toutefois avancer, étant donné la nature même du problème à résoudre, qu'il ne s'agit jamais que de phénomènes d'ordre purement mécanique et dans lesquels l'activité des asters joue le rôle principal.

2. Segmentation en trois

J'ai décrit plus haut (fig. 4) un œuf segmenté en trois ; mais il s'agissait là d'un œuf ayant achevé sa deuxième division. Les œufs réunis ici en un groupe spécial sont d'un type tout à fait différent : c'est, chez eux, *la première segmentation* qui se fait d'emblée en trois blastomères ; le premier plan de segmentation, né de l'excitation partie du pronucléus femelle en division,

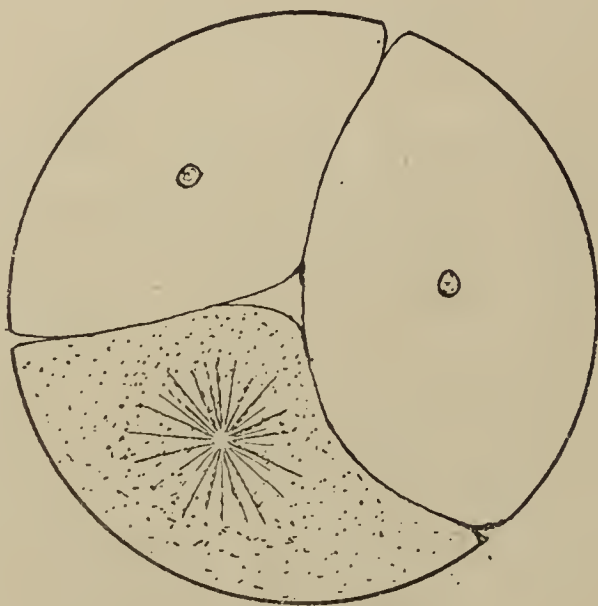


Fig. 8.

se heurte à l'énergide accessoire restée indivise et, en se bifurquant, isole finalement celle-ci en une « cellule » dépourvue de noyau et ne contenant qu'un centrosome.

Ce cas est relativement fréquent et on peut isoler ces œufs divisés en trois pour en suivre l'évolution.

Leur organisation est très intéressante. Ainsi qu'on peut le voir sur la figure 8, c'est la totalité de l'énergide accessoire qui se trouve séparée du reste de l'œuf par un plan de segmenta-

tion complet. Les deux autres cellules sont, par ce fait, constituées comme des blastomères ordinaires et ne contiennent chacune qu'un seul noyau, accompagné de son centrosome.

Le développement de ces œufs ne dépasse guère la gastrulation et n'atteint même que rarement ce stade. Il soulève néanmoins un intéressant problème. Le blastomère anucléé est en effet fatalement voué à la mort ; au point de vue de l'embryogenèse, la cellulation complète de l'énergide accessoire équivaut donc à la suppression pure et simple de toute une partie du protoplasme de l'œuf ; mais d'un autre côté elle met les deux blastomères nucléés définitivement à l'abri des perturbations qu'un aster accessoire apporterait à leur segmentation. Toute cette partie de l'œuf se trouve ainsi dans des conditions normales et se développe pour son propre compte, apportant à l'édification de l'embryon l'ensemble des localisations germinales que l'activation a fixées en elles. J'ai analysé une série de blastulas et de gastrulas provenant de ces œufs segmentés en trois. A côté d'une masse en voie de nécrose, parsemée de petits asters mais ne contenant aucun noyau ⁽¹⁾, on trouve, contrastant nettement avec elle, tout un système de petites cellules où on reconnaît aisément une partie plus ou moins importante de l'embryon. Tantôt c'est la région blastoporale qui manque, tantôt la région céphalique ou telle autre encore. Cette forme de parthénogenèse constitue ainsi une méthode excellente pour l'étude des localisations germinales et de la potentialité des différentes parties du protoplasme.

3. Segmentation atypique

L'analyse de la segmentation des œufs de ce type est extrêmement difficile. La présence, lors de la première division, de

(1) Cette absence de noyaux, tant isolés que réunis en polycaryons, est absolument caractéristique de ce type d'œufs parthénogénétiques. Les masses insegmentées que l'on observe fréquemment dans les autres formes de parthénogenèse ou encore chez les œufs di-tri-ou polyspermiques en contiennent au contraire toujours. La limite entre la partie segmentée et la partie qui ne l'est pas est également beaucoup plus tranchée que chez ces derniers, où de petites cellules mononucléées continuent pendant longtemps à se découper et forment ainsi une zone de transition.

plusieurs énergides accessoires amène en effet d'emblée une complication excessive. Il devient vite impossible de s'orienter dans la segmentation baroque qui en résulte et l'intérêt de ces œufs est donc beaucoup moindre. Leur développement, d'ailleurs, ne va jamais bien loin.

La figure 9 représente une vue synthétique d'un œuf âgé de 4 h. 1/2. On y distingue nettement deux régions. L'une contient deux petites cellules mononucléées, une autre un peu plus grande et deux cellules binucléées : cette région montre une segmentation qui, sans être parfaite, permettra cependant un fractionnement suffisant de la masse de l'œuf ⁽¹⁾.

L'autre région de l'œuf se compose au contraire de deux



Fig. 9.

grandes cellules où l'anarchie dynamique est complète. Chacune contient de nombreux asters (dont une partie seulement ont été représentés). On y voit également des mitoses pluripolaires qui témoignent de l'intensité du trouble apporté à la segmentation dans cette région qui, précisément, est celle qui correspond à la piqure. Le contraste entre ce qui se passe là où se sont formées les énergides accessoires et la régularité relative de la segmentation dans le reste de l'œuf est frappant ; on ne pourrait mieux caractériser le double rôle de l'inoculation dans la parthénoge-

⁽¹⁾ On remarquera que, dans les deux cellules binucléées, l'orientation prise par les fuseaux mitotiques eût abouti à un réglage partiel, avec formation de six cellules dont quatre eussent été mononucléées.

nèse traumatique : en même temps qu'elle permet la segmentation elle crée des conditions cytologiques qui risquent à tout moment d'en troubler le cours et sont responsables de l'aspect plus ou moins pathologique que présentent toujours les cultures parthénogénétiques.

Voici enfin un cas extrême, où aucun réglage ne sera possible. Il s'agit d'un œuf fixé 4 h. 1/2 après la piqure. Il contenait à ce moment huit cellules constituées de la façon suivante :

Cell. n° 1 contenant 2 noyaux

» n° 2	»	0	»	+ 4 asters accessoires.
» n° 3	»	1	»	+ 4 asters accessoires.
» n° 4	»	1	»	.
» n° 5	»	2	»	+ 5 asters accessoires.
» n° 6	»	1	»	+ 4 asters accessoires.
» n° 7	»	0	»	+ 4 asters accessoires.
» n° 8	»	1	»	

Sur ces huit cellules, deux seulement (n°s 4 et 8) sont normales. Les autres présentent une anarchie dynamique complète et la segmentation ultérieure n'eût pu être que désordonnée et abortive.

*
* *

Le développement parthénogénétique des œufs de grenouille présente encore à considérer bien d'autres questions que celles qui ont été envisagées dans cette étude. Mais les quelques faits sur lesquels j'ai attiré l'attention permettent de tirer cette conclusion que, quelle que soit la forme qu'elle revêt (typique, en trois ou atypique), la segmentation de ces œufs s'explique entièrement et jusque dans ses moindres détails par l'application de lois très simples et très générales de mécanique cellulaire. Le rôle prédominant, dans le déterminisme de cette segmentation, appartient aux centrosomes considérés comme centres formateurs d'énergides se comportant chacune comme des unités dynamiques distinctes ; toutes ses particularités : orientation des fuseaux mitotiques et des plans de segmentation, forme des cellules, répartition des noyaux etc., découlent directement des conditions mécaniques dans lesquelles s'est faite, lors de la première

division, l'intervention des asters accessoires, intervention qui constitue, à elle seule, le second facteur de la parthénogenèse traumatique.

L'origine d'aucune des caractéristiques du développement des œufs parthénogénétiques de grenouille ne doit être recherchée ailleurs que dans ces phénomènes mécaniques. Rien n'indique qu'il y ait lieu d'y ajouter l'hypothèse d'un trouble quelconque des phénomènes chimiques que comporte la segmentation d'un œuf normal et fécondé.

Alfred BASTIN

CONTRIBUTION A L'ETUDE

DES

GRÉGARINES MONOCYSTIDÉES

LE CYCLE D'ÉVOLUTION de *MONOCYSTIS AGILIS*
HESSE (Stein pro parte)

(Avec les planches V et VI)

INTRODUCTION

Parmi les Sporozoaires, les Coccidies et les Grégarines ont été particulièrement étudiées durant les vingt dernières années. Les recherches de LABBÉ et de SCHAUDINN sur les Coccidies ; de SIEDLECKI, de CUÉNOT, de LÉGER et DUBOSCQ sur les Grégarines, ont fait connaître dans ses grandes lignes le cycle d'évolution de ces importantes familles. Néanmoins, chez les Grégarines notamment, il reste des lacunes à combler et des obscurités à éclaircir. Des interprétations contradictoires ont été données de certains stades d'évolution, soit qu'ils aient été rarement rencontrés, soit que les méthodes employées pour fixer et colorer n'aient pas permis de reconnaître les détails cytologiques des figures observées sous le microscope.

C'était là une raison suffisante pour me déterminer à entreprendre cette étude. J'espérais retrouver chez les Monocystidées du lombric les figures cytologiques nouvellement décrites — celles se rapportant à la première division du noyau et celles, plus variées, décrites comme maturatives — et je croyais qu'il ne serait pas inutile d'apporter à ces découvertes la confirmation dont elles ont besoin pour être définitivement admises.

Mais, au cours de ce travail, j'ai eu la bonne fortune de rencontrer un matériel d'étude exceptionnellement favorable.

J'ai choisi parmi les Lombrics, ceux qui présentaient une infection presque pure de *Monocytis agilis*. J'en ai trouvé un nombre suffisant, de sorte que je crois pouvoir publier la monographie de cette espèce; l'avantage résultant de ce fait c'est que, chaque espèce ayant ses kystes propres, il sera désormais plus facile de discerner par exclusion, au cas d'une infection non pure, à quelles espèces appartiennent tels et tels kystes grégariniens morphologiquement différents.

En outre, j'ai observé des figures cytologiques particulièrement intéressantes. Quelques-unes sont d'une interprétation aisée, telles celles qui se rapportent à la première division nucléaire. D'autres figures sont d'une interprétation plus difficile, je veux parler des éléments représentés par la figure 31; je ne sache pas qu'on ait signalé chez les grégarines quelque chose qui leur ressemblât. J'ai aussi dessiné des cinèses indubitablement réductionnelles, immédiatement avant la formation des gamètes. Mais le mécanisme de la réduction m'a échappé; c'est là un point important que ce travail laisse inéclairci, et que de nouvelles recherches auront pour but de découvrir.

Parmi les fixateurs dont je me suis servi, ceux de BOUIN et de BRASIL (05) ont donné les meilleurs résultats; le dernier, notamment, a l'avantage de mettre parfaitement en évidence, pendant la caryocinèse, les centrioles et les bâtonnets chromosomiens.

Mes coupes ont $7\frac{1}{2}\mu$ d'épaisseur. Les fuseaux des premières cinèses étant assez épais (10 à 15 μ), il est possible, en déplaçant la vis micrométrique, de constater la présence des chromosomes aux différents niveaux du fuseau et, en combinant deux coupes successives, de les compter sans grande difficulté. Si les coupes étaient plus fines, ce calcul serait très difficile, sinon impossible, à cause de la section des chromosomes en de multiples endroits. Toutes les figures de mes planches proviennent de préparations colorées selon la méthode de HEIDENHAIN; la coloration protoplasmique était obtenue en versant sur le porte-objet deux gouttes de la solution aqueuse de rouge-Congo.

L'étude des changements qui surviennent dans le sporocyste se fait le mieux sur les préparations teintées par l'hématoxyline de DELAFIELD.

Plan de l'étude

Dans la *partie spéciale* de ce travail, je décris le cycle évolutif de *Monocystis agilis* Hesse. J'étudie successivement :

- A. La forme libre ou trophozoïte ;
- B. L'accouplement et l'enkystement ;
- C. L'apparition des chromosomes et la formation du premier fuseau ;
- D. Les cinèses de multiplication ;
- E. Les cinèses de maturation ;
- F. Les gamètes et la copulation ;
- G. La formation des spores.

Dans la *partie générale* de ce travail, j'étudie particulièrement la première cinèse et les cinèses de maturation et je compare mes observations à celles de mes devanciers.

Dans la *Conclusion* de ce travail, je définis les caractères cytologiques de *Monocystis agilis*.

Pour finir, je rassemble, dans un appendice, quelques documents qui pourront servir à des études ultérieures.

PARTIE SPÉCIALE

I. — Description de *Monocystis agilis* Hesse (STEIN pro parte)

A. — La Forme libre, le Trophozoïte

Monocystis agilis Hesse appartient au genre *Monocystis* décrit par STEIN en 1848 et caractérisé par la forme particulière de l'individu adulte libre.

On le rencontre fréquemment, seul ou associé avec d'autres espèces, dans les vésicules séminales des vers de terre : *Lumbricus terrestris* L. MÜLLER (synonyme : *L. herculeus* DUGÈS), *L. rubellus* HOFFMANN, *L. castaneus* SAVIGNY. J'ai disséqué surtout *Lumbricus terrestris* L. MÜLLER.

Synonymie : *Monocystis agilis* STEIN ; *Monocystis tenax* DUJARDIN.

Je l'appelle de préférence *M. agilis* HESSE parce que cet auteur en a précisé la diagnose. C'est par erreur que CUÉNOT (1901), l'assimile en outre à *M. lumbrici* HENLE et à *M. cristata* A. SCHMIDT.

Diagnose du Trophozoïte adulte (E. HESSE, 1909).

« Corps ayant en moyenne 300 à 350 μ de long sur une trentaine de μ d'épaisseur ⁽¹⁾, fusiforme, le plus souvent courbé en arc; l'une des extrémités est pointue, l'autre généralement infléchie de façon à former un genou sur la convexité duquel le cytoplasme est dépourvu de toute granulation ou inclusion et sur lequel l'ectoplasme est très mince. Stries épicytaires longitudinales fines, fibrilles contractiles peu visibles. Noyau sphérique ne renfermant qu'un seul Karyosome.

« Mouvements ⁽²⁾ très variables, rappelant parfois ceux de *M. lumbrici* HENLE, mais non rectilignes, et, le plus souvent aussi, à peine sensibles et n'affectant pas la forme extérieure du corps. »

La figure 26 du texte de HESSE représente les deux formes les plus communes du trophozoïte adulte.

J'ai reconnu sur le vivant tous les caractères décrits par HESSE. L'étude détaillée qu'en a fait cet auteur me dispense de traiter longuement ce sujet. Je dirai seulement quelques mots au sujet de l'un ou l'autre caractère que j'ai particulièrement bien observé.

1° L'*Ectocyte* ⁽³⁾ : épicyte-myocyte-mucron.

L'*épicyte* ou cuticule externe est orné de stries épicytaires longitudinales, serrées chez les formes allongées, plus espacées chez

(1) J'ai presque toujours rencontré la forme géniculée; les mensurations que j'ai faites des trophozoïtes adultes m'ont donné les mesures suivantes :

Longueur	100 à 120 μ
Largeur	40 μ
Noyau plus ou moins arrondi .	15 à 25 μ
Karyosome	5 à 10 μ

(2) HESSE désigne sous le nom de mouvements les déplacements des grains de réserve à l'intérieur du soma grégarinien (v. pp. 59 et 71 de son *Mémoire*). Il ne dit rien du mouvement de propulsion en avant du trophozoïte.

(3) MINCHIN (1912) distingue chez les Grégarines l'ectoplasme et l'endoplasme. L'ectoplasme est constitué par la cuticule externe ou épicyte, la cuticule interne ou sarcocyte et une couche contractile intermédiaire : le myocyte. Je préfère employer les mots ectocyte et entocyte pour désigner dans leur ensemble les constituants externe et interne de la Grégarine et réserver la désinence *plasme* aux composés de consistance semi-fluide,

les formes trapues. Ces stries ne sont bien visibles sur le vivant que si l'endoplasme du trophozoïte contient peu de grains de réserve ; la transparence de l'endoplasme met alors en évidence les striations épicytaires.

Celles-ci apparaissent nettement sur les frottis colorés à l'hématoxyline de HEIDENHAIN. Dans les coupes, au contraire, elles n'apparaissent qu'au seul cas où le rasoir du microtome a enlevé la pellicule extérieure de la Grégarine par une section tangentielle (fig. A et 1).

Je n'ai pas observé les fibrilles contractiles du myocyte. HESSE les met en évidence par le Mann et la méthode de BENDA ; COGNETTI DE MARTIIS (11) par l'hématoxyline au chloral combinée avec l'éosine ; CUÉNOT les a vues chez *Grégarina gryllorum* après traitement de la coupe par le chlorure d'or.

Je n'ai pas employé ces méthodes. A considérer la figure 11 de HESSE et la figure 40 de PORTER (97), il semblerait que les fibres circulaires du myocyte dussent être considérées comme une annexe du sarcocyte au même titre que les stries épicytaires longitudinales sont considérées comme une annexe de l'ectocyte. Le fait qu'il existe presque toujours une zone claire entre l'ectocyte et l'entocyte semble appuyer cette idée.

Avant de passer aux caractères de l'entocyte, je m'attarderai quelque peu à la description et à l'interprétation du *mucron* de *Monocystis agilis*.

Cette formation, fréquente chez les Polycystidées ⁽¹⁾ n'avait été signalée qu'une fois chez une Monocystidée, *Lankesteria ascidia*, par SIEDLECKI (99 et 01) ⁽²⁾ lorsque HESSE (09), publiant



Fig. A.

⁽¹⁾ Parmi les illustrations des auteurs qui ont étudié les polycystidées intestinales je note le mucron chez *Stylorhynchus longicollis* (Aimé SCHNEIDER, 75), chez *Selenidium* (CAULLERY et MESNIL, 99), chez *Pyxinia* (LÉGER et DUBOSCQ, 02), chez les *Sténophorides* (*id.* 03^a, 04), chez *Toeniocystis mira* (LÉGER, 06), chez *Grégarina ovata* (PAENLER, 04), chez *Kalpidorhynchus* (CUNNINGHAM, 07), chez *Ganymedes anaspidis* (HUXLEY, 1910, fig. 6), chez *Porospora portunidarum* (LÉGER et DUBOSCQ, 11), chez *Uradiophora Cuenoti* (MERCIER, 12), chez *Pyxinioïdes balani* et *P. ethamali* (TRÉGOUBOFF, 12). LÉGER, (06), pense que le mucron des Polycystidées « joue le rôle d'un appareil adhésif lorsque la grégarine a perdu son épimérite et permet ainsi au sporadin de résister à l'entraînement à l'extérieur par le courant alimentaire ».

⁽²⁾ PORTER (97) a figuré un magnifique mucron chez la grégarine de l'intestin de

son travail synthétique sur les grégaires des oligochètes, la fit connaître chez un grand nombre de monocystidées génitales ou coelomiques chez lesquelles son développement est plus ou moins accusé. HESSE décrit ainsi le mucron de *Monocystis lumbrici* : « C'est une toute petite masse de cytoplasme dense, non granuleux, où ne pénètrent jamais les inclusions endoplasmiques et qui fait saillie sous forme d'une éminence conique, peu développée, non recouverte par le sarcocyte et sur laquelle l'épicyte lui-même est excessivement mince et sans ornementation (fig. 1 de son *Mémoire*) ; c'est en effet à partir de la base de ce mucron rudimentaire que rayonnent les stries épicytaires ». HESSE attribue à cette formation les caractères d'un véritable épimérite et la considère comme antérieure.

J'ai observé dans mes coupes deux exemples typiques du mucron vu polairement (fig. B et 1). On

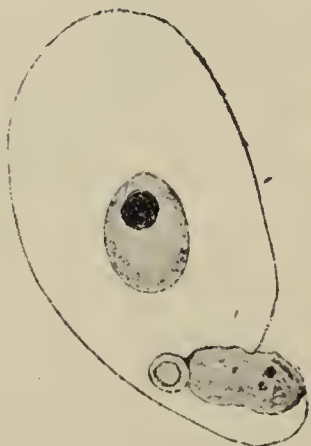


Fig. B.

voit qu'il n'est pas recouvert par l'épicyte, que celui-ci est au contraire percé d'une petite ouverture par laquelle le pseudopode cytoplasmique s'engage dans certaines circonstances biologiques. HESSE, qui a observé des mucrons seulement de profil, sur des frottis, croit qu'une mince membranule épicytaire en recouvre le pôle, mais il a soin d'ajouter qu'il a observé des mucrons à la surface desquels l'épicyte « paraît même manquer au sommet où le cytoplasme serait à nu ».

Dans la figure 1, le cercle extérieur représente la couronne de l'épicyte où se terminent les striations longitudinales ; le cercle intérieur représente le sarcocyte, membrane limitante de l'endoplasme. Ce dessin est à rapprocher de la figure 24 de HESSE qui représente un beau mucron de *Monocystis pilosa* entouré d'une couronne de sarcocyte périmucronaire ⁽¹⁾ et de la figure 4 de COGNETTI DE MARTIIS (11) qui représente un magnifique mucron chez *Rhyncocystis Hessei*.

Rhyncobolus ; il range cette grégarine parmi les polycystidées, mais ses dessins (fig. 37-40) montrent qu'il a eu affaire à une monocystidée. Les deux premiers exemples de mucron chez les grégaires monocystidées ont donc été découverts chez des formes intestinales. Cela appuie l'opinion de HESSE concernant la signification phylogénétique de cet appareil (V. p. 331).

⁽¹⁾ Sarcocyte selon HESSE ; pour moi les cannelures de la couronne représentent les stries de l'épicyte.

BRASIL (07) a bien observé le mucron de *Selenidium cauleryi* ; il le définit « une sorte de petit appendice hyalin de forme conique, assez mobile latéralement et très facilement invaginable ». Dans un de ses dessins (fig. 13) il a figuré parfaitement la couronne épicytaire au sommet de la trompe, mais il l'interprète comme le résultat de l'invagination du cône hyalin, laquelle transporte à l'intérieur du corps *le point de convergence* des sillons longitudinaux. Cette interprétation équivaut donc au rejet du micropyle fonctionnant à la façon d'un sphincter. La fixité du point de convergence des sillons longitudinaux ou, pour mieux dire, des striations épicytaires ne me paraît pas soutenable, sinon comment expliquer la sortie du pseudopode hyalin si souvent observée ?

PORTER (97) donne un superbe dessin du micropyle de la grégarine de *Rhyncobolus* (sa fig. 47) ; ce micropyle, vu de face, se présente sous la forme d'une collerette sur le pourtour de laquelle se terminent fines et serrées les striations épicytaires.

HESSE s'est demandé quelle serait la signification du mucron des monocystidées. Voici ce qu'il écrit à ce sujet : « La fonction de cet appareil est énigmatique ; il ne peut pas servir à la fixation ; peut-être joue-t-il un rôle dans la nutrition, la minceur de l'ectoplasme qui le recouvre facilitant beaucoup les échanges nutritifs ; mais ce rôle est certainement très réduit, presque nul, étant donné le très faible développement de l'appareil ; il est fort probable qu'il s'agit simplement là d'un organe rudimentaire, reste ancestral d'une formation volumineuse, ce qui indiquerait que *M. agilis* dérive d'une forme fixée (Monocystidée ou Polycystidée) pourvue d'un épimérite bien développé ». Cette citation prouve que Hesse a pensé aux rôles possibles du mucron. Voyons si les faits justifient sa réserve.

En ce qui concerne la fixation, SIEDLECKI (01, fig. 3) a vu *Monocystis ascidia* fixé par le mucron aux cellules épithéliales, de l'intestin de CIONA. Personnellement je n'ai jamais vu le trophozoïte de *M. agilis* fixé aux cellules de l'hôte ; mais la figure 30 du texte de HESSE en montre deux fixés dans un même blastophore. Chez d'autres espèces la fixation s'observe fréquemment : par la ventouse chez *Stomatophora coronata* (HESSE, fig. 143-145), par le mucron chez *Nematocystis magna* (*id.*, fig. 101) et chez *Rhynchocystis pilosa* (*id.*, fig. 134). Chez cette dernière

espèce la fixation peut aussi se faire par le pôle postérieur (*id.*, fig. 61 du texte). CUÉNOT (1901) dessine également deux *Monocystis* fixés aux cellules de l'hôte. Ces exemples indiquent que la fixation par le mucron ou par la ventouse qu'on peut lui assimiler est un fait observé chez les monocystidées; rare ou absente chez *M. agilis*, la fixation est sans doute, comme le pense HESSE, un caractère ancestral.

En ce qui concerne le rôle physiologique même réduit que jouerait le mucron de *M. agilis*, je ferai remarquer que selon HESSE la ventouse de *Stomatophora coronata* et le mucron épiméritique de *Rhynchocystis pilosa* jouent certainement un rôle dans la nutrition de l'individu. Rien ne contredit *a priori* l'hypothèse d'après laquelle le mucron servirait à la nutrition du trophozoïte aussi longtemps que ce dernier se trouve inclus parmi les blastophores de l'hôte, peut-être même lorsqu'il les a quittés. L'absence de l'épicyte au sommet du mucron laissant à découvert le sarcocyte, c'est-à-dire la membrane limitante du protoplasme, est de nature à faciliter les échanges osmotiques entre le cytoplasme de la Grégarine et le milieu liquide extérieur. Contribue encore à appuyer cette hypothèse l'observation suivante que j'ai souvent faite : c'est qu'au bout d'un certain temps les trophozoïtes adultes vivants observés sous le microscope dans une solution hypotonique (eau distillée) crèvent toujours au niveau de l'extrémité mucronée par laquelle sortent alors les grains de réserve contenus dans le cytoplasme.

De cet exposé je conclus que le mucron de *Monocystis agilis* peut servir à la fixation du trophozoïte, et qu'il joue certainement un rôle dans sa nutrition ⁽¹⁾. Je dirai bientôt qu'il joue probablement encore un rôle dans le déplacement du trophozoïte.

2° L'Entocyte : sarcocyte ⁽²⁾ cytoplasme-noyau-caryosome.

⁽¹⁾ Concernant ce rôle joué par le mucron chez les polycystidées, voici ce que LÉGER et DUBOSCQ (11) écrivent à propos de *Porosporaportunidarum*, parasite de l'intestin de *Garcinus maenas* : « Le protomérite est hémisphérique et ne montre aucune cloison séparant un bouton épiméritique. Toutefois, à l'extrémité antérieure, peut faire saillie, par un orifice, une sphérule de cytoplasme hyalin, qui ne semble pas une altération, mais plutôt une sorte de suçoir à l'aide duquel le parasite aspire les sucs cellulaires ».

⁽²⁾ COGNETTI DE MARTIS (11) assimile le sarcocyte à l'ectoplasme (ectocyte) à cause de l'absence de couche hyaline entre ces membranes chez *Rhynchocystis hessei* : « Il sarcocito è intimamente saldato all'epicito : invero non mi fu possibile riconoscere una linea di delimitazione ».

L'entocyte est limité par une membrane assez épaisse, le *sarcocyte* ou cuticule interne à laquelle il faudrait rattacher, ainsi que je l'ai dit, le myocyte. C'est cette cuticule que l'on voit au sommet du mucron sous forme d'un dôme épaissi (fig. 1). HESSE exagère lorsqu'il dit que l'épaisseur du sarcocyte est la même que celle de la couche claire (Gallertschicht de Schewiakoff) qui sépare ordinairement l'entocyte de l'ectocyte. Sur le vivant cette couche hyaline apparaît réfringente : elle est presque toujours visible au niveau de la grande largeur des trophozoïtes où son épaisseur atteint plusieurs microns. Elle s'observe difficilement sur les préparations fixées, sans doute à cause de l'action déshydratante du fixateur.

Le *cytoplasme* est presque toujours rempli de grains de réserve (paramylon). Ceux-ci sont ovoïdes, de dimensions variables ⁽¹⁾. La partie antérieure effilée et le genou postérieur en sont parfois dépourvus. Rarement le cytoplasme contient des grains sidérophiles (fig. 2). Ces derniers sont d'origine nucléaire. Le *noyau* est situé au sein du cytoplasme, le plus souvent au niveau de la base de la partie antérieure effilée du trophozoïte (fig. 4). Sur le vivant il apparaît comme une tache claire, ovale ou arrondie, contenant, presque toujours un seul caryosome sphérique, réfringent. Sur les pièces fixées, le noyau se montre nettement limité par une membrane ; aucune structure n'est visible à son intérieur. Il contient parfois des granules sidérophiles émanés du caryosome. Il arrive que ces granules se déposent sur des filaments ténus, qui ont l'apparence de chromonomes en voie de formation. Dans ces cas, assez rares, le caryosome a disparu ou n'est plus représenté que par quelques grains de dimensions moyennes. En outre le noyau peut contenir des amas floconneux grisâtres ; BRASIL (05) attribue ce coagulum à l'action du fixateur sur la substance achromatique du suc nucléaire.

Les différents aspects du noyau indiquent qu'il est le siège de transformations continues en relation avec l'accroissement du trophozoïte.

(1) On a coutume de dire que ces grains serviront plus tard à la nutrition des grégaires enkystées, pendant le stade de la multiplication des noyaux. Cette opinion peut se soutenir. Néanmoins, la présence de ces grains chez les tout jeunes trophozoïtes, comme aussi leur persistance dans le reliquat grégarien après la formation des gamètes (fig. 28) me font penser qu'il s'agit peut-être là d'un processus particulier dans l'assimilation des matières nutritives.

Le caryosome est le réservoir de la chromatine du noyau au sein duquel il est parfois le seul élément figuré. Dans les trophozoïtes, je n'ai pas observé de vacuoles à l'intérieur du caryosome. Ce dernier est le siège d'une activité considérable. C'est de lui que sont émanés les grains sidérophiles que l'on rencontre dans la cavité nucléaire. La figure 3 met ce phénomène en évidence. On voit à la périphérie du caryosome des saillies anguleuses formées par la procidence des grains qui se détachent du caryosome. La figure 4 montre le bourgeonnement du caryosome. Lorsque le noyau renferme deux caryosomes, on peut dire que le caryosome primitif s'est divisé.

Le caryosome paraît composé de deux substances chimiques différentes (fig. 3). Chez plusieurs espèces de grégarines, HESSE obtient avec le Mann des colorations différentielles (pl. VII, fig. 171 à 176); mais elles font voir tantôt en rouge (chromatine?), tantôt en violet (plastine?), des parties semblables du caryosome c'est-à-dire le centre ou la périphérie. La double coloration du Karyosome ne justifie donc pas la distinction que font la plupart des auteurs entre chromatine typique ou de génération ou idiochromatine et chromatine de nutrition ou trophochromatine (plastine?). Il semble qu'il faille se ranger à l'opinion de MOROFF (07) qui considère le caryosome composé de substances chimiquement peu différentes pouvant se transformer l'une dans l'autre selon les besoins du noyau.

3° *Mouvements.*

Les mouvements du trophozoïte sont de deux sortes : mouvement intérieurs et mouvement de propulsion en avant.

Les premiers consistent en un déplacement assez rapide des grains de réserve d'une extrémité à l'autre du corps du trophozoïte. Ils reconnaissent pour cause la contractilité du cytoplasme sous l'influence des fibrilles myocytaires du sarcocyte.

Le mouvement de propulsion ne se laisse pas souvent observer. Comme on l'a dit, le parasite paraît se plaire dans une immobilité prolongée. C'est surtout au début du printemps que l'on voit les trophozoïtes se déplacer tandis qu'en grand nombre ils cherchent à s'accoupler. Le déplacement du parasite, très lent, sans déformation du corps, se fait toujours dans le sens antéro-postérieur, l'extrémité effilée en avant. Celle-ci semble servir de gouvernail. En effet, de temps en temps, le trophozoïte

en mouvement s'arrête, replie sur lui-même son extrémité mucronée ⁽¹⁾ de façon à former avec le corps un angle aigu plus ou moins prononcé ; le corps se déplace alors pour reprendre sa position primitive en arrière de l'extrémité effilée et la grégarine repart dans la nouvelle direction.

Le repli du genou antérieur s'observe parfois durant le repos du trophozoïte. Dans ce cas, on voit ordinairement les grains de réserve se précipiter dans l'extrémité antérieure qui gonfle aussitôt tandis que l'extrémité postérieure se vide peu à peu et devient à son tour effilée. Ce déplacement des grains de réserve peut se répéter plusieurs fois de suite. Toutefois je n'ai jamais remarqué que le trophozoïte se mit en mouvement dans la direction de l'extrémité postérieure devenue effilée.

Quelle est l'origine du mouvement de propulsion ? De nombreux auteurs ont tenté d'expliquer ce curieux phénomène.

RAY LANKESTER (72) l'attribue au mouvement ondulatoire imperceptible dont seraient animées les parois de la grégarine.

FRENZEL (94) qui a étudié ce mouvement chez des grégarines polycystidées l'attribue à un phénomène d'osmose en relation avec la nutrition de la grégarine : il y aurait attraction réciproque entre le liquide extérieur et le protoplasme ; cette attraction « magnétique » déterminerait la propulsion du parasite.

Pour SCHEWIAKOFF (94) le phénomène est dû à l'émission par la partie postérieure de la grégarine d'un liquide de consistance visqueuse ⁽²⁾. Ce liquide contenu normalement dans la zone claire qui sépare l'épicyte du sarcocyte s'échapperait par des canalicules se trouvant au niveau des sillons qui séparent les côtes de la grégarine (fig. 10 de son mémoire) ⁽³⁾. Le repos serait dû à l'épuisement du liquide visqueux ; lorsque la provision serait renouvelée, la grégarine se remettrait en mouvement.

Selon CRAWLEY (02) la progression des grégarines est due uni-

(1) C'est le déplacement latéral des auteurs attribuable à la contraction des stries longitudinales de l'épicyte.

(2) SCHEWIAKOFF a mis en évidence l'expulsion de substance visqueuse en examinant *Clepsidrina muniéri* dans une solution de sépia ou de carmin ; la grégarine abandonnait des filaments visqueux et laissait derrière elle un sillage où ne pénétrait plus la solution de sépia ou de carmin.

(3) Je n'ai pas retrouvé les canalicules de SCHEWIAKOFF ; mes coupes ont ordinairement 7 1/2 μ , celles de SCHEWIAKOFF 1 à 3 μ . DRZEWIECKI (07) a dessiné (fig. 31 de son mémoire) à l'extrémité postérieure de *Stomatophora coronata*, une ouverture servant à l'excrétion ; elle est seulement visible pendant son activité fonctionnelle.

quement à la contraction des myonèmes de l'épicyte⁽¹⁾ ; sous l'influence de cette contraction il se produirait des étranglements le long du corps de la grégarine (*Stenophora Iuli*) et la propulsion serait la conséquence du relâchement des myonèmes.

WOODCOCK⁽²⁾ (06, p. 26) adopte l'explication de CRAWLEY et attribue l'immobilité de *Cystobia irregularis* et de *Diplocystis Schneideri* à l'absence de myocyte chez ces espèces.

Cette quadruple interprétation nécessitait de nouvelles recherches.

Sous l'impulsion du professeur DOGIEL, l'école de Saint-Petersbourg s'est efforcée d'élucider la question du mouvement des grégaires.

SOKOLOV (12)⁽³⁾ a constaté que seules sont mobiles les espèces pourvues à la fois de myonèmes et de la couche hyaline. Dès lors, on pourrait se demander si la propulsion des grégaires n'est pas attribuable à la contraction des myonèmes qui, en comprimant la couche hyaline, provoquerait la sortie du liquide visqueux et conséquemment le déplacement des grégaires dans le sens antéro-postérieur. Mais SOKOLOV ne soulève même pas cette hypothèse ; il se hâte de dire que la contraction des myonèmes n'a jamais été observée et que l'on doit considérer comme un phénomène passif l'émission de substance visqueuse accompagnant la propulsion : c'est adopter l'opinion de SCHEWIAKOFF.

De son côté, DEMBOWSKI (13) a pratiqué d'intéressantes expériences de mérotomie sur deux polycystidées (*Nina gracilis* et *Stenophora iuli*) afin de connaître quelles parties de la grégarine sont indispensables au mouvement. La conclusion de ces expériences est :

a) Qu'il n'y a pas de centre cinétique, mais que la propriété de produire le mouvement réside dans l'ectoplasme tout entier ;

(1) « In general, throughout the Sporozoa, the possession of muscle-fibres and the power of moving from place to place go hand in hand, while those forms which are not known to move lack muscular elements ».

(2) Woodcock a observé la zone hyaline sur le vivant chez *Cystobia irregularis* Minchin, mais il n'en a pas compris la signification morphologique : « The somewhat clearer border round the gregarine depicted in fig. 2 is simply due to the lessening thickness of the body approaching the edge ».

(3) Cet auteur a publié ses premiers résultats en russe (1911) dans les *Travaux de la Société des Naturalistes de Saint-Petersbourg*, t. XLII, 1^{re} livraison.

b) Que cette propriété est surtout marquée en avant et qu'elle atteint son maximum dans le protomérite ;

c) Que le noyau de la Grégarine a peu d'influence sur le mouvement.

Il faut en convenir, aucune des explications données par les auteurs sus-nommés n'est tout à fait satisfaisante. A vrai dire nous nous trouvons en présence de deux théories opposées : celle de SCHEWIAKOFF qui considère la propulsion des grégarines comme un phénomène passif et celle de CRAWLEY qui considère la propulsion comme un phénomène actif.

S'appuyant sur leurs observations, ces auteurs et d'autres à leur suite, ont eu le tort, me semble-t-il, d'étendre à toutes les grégarines les conclusions de leurs patientes recherches. Celles-ci ne portaient le plus souvent que sur une ou deux espèces de grégarines, toujours des polycystidées ; or, on sait quelles variétés de structure peuvent présenter les grégarines. Je ne m'étonne nullement que CRAWLEY, par exemple, ait attribué à la contraction des myonèmes (*muscle-fibres*) la mobilité de *Stenophora Iuli* : dans une de ses figures, il représente, en effet, une grégarine dont le corps possède de distance en distance des rétrécissements circulaires très apparents. Personnellement je n'ai rien vu de semblable chez les polycystidées que j'ai eues sous les yeux ; mais l'on connaît la déformation considérable que subit le corps de *Monocystis herculea* pendant sa progression. Les observations de CRAWLEY établissent parfaitement que les myonèmes jouent un rôle important dans la production du mouvement ; SOKOLOW, de son côté, a observé que les grégarines pourvues de myonèmes mais dépourvues de couche hyaline restaient immobiles : les myonèmes ne jouent donc pas le seul rôle dans la production du mouvement. Faut-il croire qu'ils interviennent comme *cause agissante* et considérer l'émission du liquide visqueux comme *le moyen* de produire la propulsion de la grégarine ? C'est possible, bien que rien ne démontre que les choses se passent réellement ainsi. L'on pourrait en tout cas se demander à quoi servent les myonèmes des grégarines dépourvues normalement de couche hyaline (SOKOLOW) et pourquoi la plupart des monocystidées sont si peu mobiles alors qu'elles possèdent parfois une couche hyaline très épaisse (*M. agilis*).

Aussi je me demande si l'origine du mouvement ne se trouve

pas expliquée par l'entrée de l'eau par l'extrémité antérieure du protozoaire, non plus par le seul effet de l'osmose (FRENZEL), mais par un processus biologique : l'ouverture du mucron au gré du trophozoïte. Le mucron, véritable micropyle, est constitué de telle façon, on l'a vu, qu'il établit la communication entre le milieu extérieur et la zone hyaline séparant l'ectocyte de l'entocyte.

L'ouverture du mucron étant maintenue béante par la contraction des fibrilles de l'ectocyte (myonèmes), on conçoit que l'aspiration du liquide extérieur va créer dans la zone hyaline un léger courant dirigé vers l'extrémité postérieure du trophozoïte. A ce niveau, l'eau introduite — favorisée d'ailleurs dans sa sortie par les contractions des myonèmes — trouve issue vers l'extérieur par l'intermédiaire des canalicules de SCHEWIAKOFF et la progression du parasite qui est la conséquence de l'expulsion du liquide apparaît dès lors comme un phénomène analogue à celui des vases à réaction (qu'on se rappelle le tourniquet hydraulique). Le repos du trophozoïte serait dû à la fermeture du mucron — laquelle a pour conséquence d'interrompre le courant d'eau — concomitamment avec la cessation de l'activité des myonèmes. Ainsi s'explique l'immobilité des trophozoïtes possédant une couche hyaline relativement épaisse.

B. — *L'accouplement et l'enkystement*

Chez *Monocystis agilis* HESSE, l'accouplement s'observe en tout temps, mais particulièrement aux mois d'avril et de mai. L'accollement des trophozoïtes se fait par leur extrémité antérieure. Je n'ai pas observé la rencontre de deux individus, de sorte que je ne puis dire si l'accolement se fait par l'extrémité amincie du genou antérieur, au niveau du mucron, ou si le genou s'est au préalable aplati de façon à offrir une surface de contact plus large.

Une fois accolés, les trophozoïtes se replient sur eux-mêmes et se condensent. L'endoplasme, grisâtre chez les formes libres, apparaît maintenant comme une masse noire au sein de laquelle une tache moins sombre représente le noyau. Cette condensa-

tion a pour effet de diminuer le volume des deux individus ⁽¹⁾ : ordinairement l'un des deux est légèrement enfoncé dans l'autre. A un stade plus avancé, les trophozoïtes ont pris la forme globulaire et le couple a l'aspect d'un huit contenu dans une sphère creuse : le kyste.

Comment se forme le kyste ?

On sait depuis les travaux de HENNEGUY (88) confirmés par CUÉNOT (01) que la paroi kystique est composée de deux enveloppes : une externe rigide (épikyste) et une interne mince et flottante (endokyste); on voit distinctement cette dernière dans les sections de kystes renfermant des spores mûres.

Les auteurs sont d'accord pour dire que cette coque protectrice est le résultat de la condensation du liquide excrété par les grégarines pendant l'accouplement. Selon CUÉNOT, cette excrétion continue après la formation de la paroi kystique et explique la diminution considérable du volume des syzygites ; c'est sur quoi cet auteur s'appuie pour penser que l'espace laissé entre la paroi du kyste et les grégarines est rempli par un liquide.

Mais on n'a pas expliqué la manière dont s'accomplit la transformation du liquide excrété en coque résistante. Il s'opère là un chimisme qui nous est totalement inconnu. S'agirait-il de la dissolution de l'épicyte des trophozoïtes et de sa reconstitution ultérieure, sous forme de coque, à une certaine distance du couple, à l'aide de matériaux se trouvant dans le produit d'excrétion des grégarines ? Cette hypothèse n'est peut-être pas dénuée de fondement si l'on considère que chez les grégarines enkystées il n'y a plus de trace de la cuticule externe, au point que l'on pourrait dire que l'accouplement des trophozoïtes a pour but de mettre leur cytoplasme en contact direct à l'intérieur d'un kyste résistant. Mais il n'y a jamais fusion des cytoplasmes grégariniens ; le sarcocyte persiste autour de chaque individu jusqu'au moment de la libération des gamètes (fig. 28).

De même que BRASIL, je n'ai constaté aucune différence entre les cytoplasmes des deux associés. Sur la ligne d'accolement, il existe de part et d'autre une zone plus dense de cytoplasme dont

(1) La diminution de volume est assez considérable puisque le kyste a un diamètre moyen de 100 μ .

l'origine se trouve expliquée par la pression réciproque des grégaires (BRASIL, 05^b) ; je n'ai jamais observé à ce niveau les irradiations dessinées par cet auteur et considérées par lui comme les vestiges longtemps persistants des stries de l'épicyte.

Dans le cytoplasme des grégaires accouplées, le noyau peut occuper toutes les positions ; le plus souvent il est dans le voisinage de la ligne de contact. D'abord arrondi, il devient bientôt ovalaire ou allongé. Ces changements de forme sont en relation avec les transformations qu'il subit dans le but de préparer les matériaux de la première division au sein du kyste.

Avant d'entamer cette étude, je dirai quelques mots au sujet des kystes anormaux.

Je n'ai jamais observé l'enkystement solitaire de *M. agilis*, ce qui n'implique pas qu'il ne se rencontre quelquefois ⁽¹⁾, mais qu'il s'agit là d'une monstruosité, tout comme l'enkystement de plusieurs trophozoïtes (3 à 5) signalé par CUÉNOT (01) chez *Diplocystis*, par BERNDT (02) chez *Gr. cuneata*, par WOODCOCK (06) chez *Cystobia irregularis*, par CUNNINGHAM (07) et ROBINSON (10) chez *Kalpidorhynchus*. J'ai observé un cas typique de kyste à trois individus ; les syzygites étaient parvenus au stade de la formation des gamètes, ce qui confirme l'opinion de CUÉNOT concernant la possibilité d'évolution de semblables kystes (contre BERNDT et WOODCOCK). Je reparlerai de ce cas à propos de la formation des gamètes chez *Monocystis agilis*.

C. — Apparition des chromosomes et formation du premier fuseau

La dissociation du caryosome est le premier phénomène qui se manifeste dans le noyau des Syzygites enkystés. Elle s'accomplit de deux façons : par la fragmentation et par la dissolution ; les deux modes peuvent coexister.

Dans le premier cas, la dissociation est le résultat du bourgeonnement du caryosome ou de l'émission directe par celui-ci, de petits grains de chromatine par un processus analogue à celui

(1) D'après les observations de CAULLERY et MESNIL (99), l'enkystement solitaire serait aussi fréquent que l'enkystement par couple chez *Selenidium* de *Spio martinensis*.

que l'on rencontre dans le noyau des trophozoïtes (fig. 4). On voit fréquemment des noyaux contenant trois à quatre gros grains sidérophiles (fig. 6). Ceux-ci se divisent à leur tour en grains plus petits. Les granules ainsi produits se déposent sur des filaments ténus (fig. 8, 11) et s'organisent de façon à constituer les chromosomes de la première cinèse.

Dans le second cas, le caryosome perd progressivement sa colorabilité (fig. 7-9), il se creuse de vacuoles (fig. 10). La chromatine qu'il abandonne au noyau s'organise également sous forme de chromosomes d'abord ténus, puis épais et à contours irréguliers (fig. 8-10). La chromatine qui n'est pas utilisée persiste dans le noyau sous forme de petits grains sidérophiles ; parfois il reste un seul gros grain ou une ou deux vacuoles à peine teintées (fig. 12). Mais assez souvent, on n'aperçoit dans le noyau aucun élément chromatique en dehors des chromosomes.

Pendant que s'accomplit la dissociation du caryosome, le noyau devient turgescent, et il peut se faire que sa membrane venant à se rompre donne passage à des grains sidérophiles que l'on retrouve dans le cytoplasme (fig. 6).

Les chromosomes, au nombre de huit, sont distincts d'emblée. Lorsqu'ils ont absorbé toute la chromatine nécessaire à leur constitution, ils se concentrent, prennent plus avidement la matière colorante et leurs contours deviennent lisses. Ils se réunissent alors en un amas qui a l'apparence d'un peloton spirémateux, mais où l'on reconnaît leurs extrémités libres en déplaçant la vis micrométrique. C'est sous cette forme qu'ils sont englobés par le fuseau achromatique (fig. 14).

Celui-ci est d'origine *intranucléaire*, aussi bien dans la première cinèse que dans toutes celles qui suivront. Cette origine s'explique par le fait que l'on n'observe pas chez *Monocystis agilis* l'apparition de la première figure mitotique aux dépens d'une partie seulement du noyau primitif, contrairement à ce que la plupart des auteurs ont observé chez les Grégarines. Je dis la plupart car CUÉNOT (01, fig. 13) et BRASIL (03^b, fig. 24) ont figuré chez une des monocystidées qu'ils ont étudiées, la première cinèse constituée aux dépens du noyau entier des syzygites. Ces figures se rapportent certainement à *Monocystis agilis*, de même que les figures 19 à 23 de BRASIL qui représentent

l'apparition des chromosomes aux dépens du caryosome dissocié.

Il y a une lacune dans la sériation de mes figures se rapportant à la première cinèse : c'est que je n'ai pas observé le premier début de l'apparition du fuseau. Ce stade doit être placé entre la figure 12 (noyau inférieur) et les figures 13 et 16 (noyau supérieur). A ce stade on verrait l'amincissement des chromosomes et le début de l'étirement du noyau. En effet, la première de ces figures montre des chromosomes épais et à contours irréguliers, au sein d'un noyau quasi sphérique, tandis que les dernières montrent ceux-ci réunis au centre du fuseau formé depuis peu ainsi qu'en témoignent sa forme trapue et la position des chromosomes.

Ce stade intermédiaire est dessiné par BRASIL (05^b fig. 19). En un point de la périphérie du noyau cet auteur observe « un amas granuleux achromatique surmonté extérieurement d'un cône très surbaissé au sommet duquel se voit un centriole punctiforme doué d'affinités sidérophiles énergiques » et qui est « le centre d'une sphère d'irradiations dont les rayons s'étendent sur un espace considérable ». Cet appareil conique se divise et les deux appareils ainsi formés vont se placer sensiblement l'un en face de l'autre ; les stries émanées de ces cônes pénètrent alors dans le noyau pour constituer la figure achromatique du premier fuseau. C'est aussi ce qu'a vu CUÉNOT, mais tandis que cet auteur attribue à cette formation une origine cytoplasmique, BRASIL, au contraire, a l'impression que le centriole « est auparavant confondu avec la membrane et que le cône attractif d'abord très surbaissé par lequel il reste en relation avec le noyau est formé aux dépens d'une partie de cette membrane, qu'il entraîne derrière lui en même temps qu'un peu de la substance intranucléaire, le tout devant servir à la constitution des sphères ».

Les nombreuses observations que j'ai faites au sujet de la genèse du fuseau dans les cinèses de multiplication m'autorisent à adopter, dans son ensemble l'interprétation de BRASIL. Je montrerai dans le paragraphe suivant que ces cinèses débutent et s'achèvent de la même façon que la première. J'en conclus que le stade manquant dans la sériation de mes dessins de la première figure mitotique est représenté dans la sériation complète

que je donne des étapes de l'une quelconque des divisions multiplicatives.

Je reviens au premier fuseau de *Monocystis agilis*. Ordinairement bombé à la métaphase, il s'allonge à l'anaphase par suite de l'écartement progressif des centrioles (fig. 11, 12, 13, 15, 16); mais il peut se faire qu'il ait déjà atteint la forme lenticulaire avant que les chromosomes soient disposés en plaque équatoriale (fig. 14). Le plus souvent le fuseau est terminé à chacun de ses pôles par un seul centriole, mais parfois il y en a deux (fig. 15); ceux-ci sont dépourvus d'irradiations.

Les phénomènes caryocinétiques s'accomplissent selon le type ordinaire.

La *prophase* qui a débuté par l'apparition progressive des huit chromosomes est terminée lorsque ceux-ci sont englobés par le fuseau au centre duquel on les trouve tassés. Il ne m'a pas été possible de reconnaître si le clivage était un phénomène prophasique ou métaphasique.

La *métaphase* est caractérisée par la disposition rayonnée des chromosomes en plaque équatoriale. Je ne l'ai point observée en vue polaire. En coupe longitudinale, on parvient difficilement à compter les chromosomes; le plus souvent ils présentent un aspect morcelé à cause de leur section en de multiples endroits (fig. 11 et 13).

L'*anaphase* est des plus typiques. La figure 15 montre distinctement l'ascension des huit chromosomes vers chaque pôle du fuseau; les anses sont nettes; deux chromosomes viennent de se séparer tandis que deux autres sont encore soudés par un de leurs bouts. La figure 16 montre la fin de l'anaphase; les chromosomes arrivent serrés aux pôles du fuseau; les déplacements de la vis micrométrique permettent toutefois de les compter assez facilement. A la fin de l'anaphase, même plus tôt, il n'est pas rare d'observer deux centrioles au sommet du fuseau, soit d'un seul côté, soit des deux côtés. Selon BRASIL, qui a observé cette particularité chez les trois types de division qu'il a étudiés, le dédoublement des centrioles à la fin de l'anaphase serait normal et aurait pour but de fournir aux noyaux de reconstitution l'appareil centrosomien de la cinèse suivante. Cette opinion semble se vérifier pour le premier type étudié par BRASIL où la deuxième division succède à la première sans intervalle de repos

(v. fig. 6 de son mémoire); elle ne se vérifie pas pour le troisième type — non suivi par cet auteur — qui est celui de *Monocystis agilis* où la *télophase* offre le tassement typique des chromosomes (fig. 17, syzygite inférieur), accompagné de la disparition progressive du fuseau lequel contribue peut-être à la constitution de la membrane des noyaux-fils. Ceux-ci entrent en repos complet et il est impossible d'y retrouver la trace des centrioles primitifs. Ces noyaux, toujours très éloignés l'un de l'autre, occupent souvent une position périphérique de façon à faciliter la répartition de la chromatine à la surface des syzygites où apparaîtront plus tard les gamètes.

Il est facile de voir, en parcourant la série des kystes que j'ai dessinés, que la première division n'est pas toujours concomitante dans les deux syzygites; cela me paraît une raison péremptoire en faveur de l'indépendance complète des grégaires enkystées.

D. — *Les cinèses de multiplication*

Elles sont au nombre de huit et donneraient naissance, si tous les noyaux évoluaient normalement à 256 gamètes. Les deux dernières cinèses sont réductionnelles; j'en parlerai dans le paragraphe suivant. Les six autres ne diffèrent pas de la mitose initiale (fig. 17 à 25). On constate simplement la diminution de taille des noyaux d'une génération à l'autre.

On suit facilement dans mes dessins l'apparition progressive des huit chromosomes aux dépens de la chromatine disséminée dans le noyau sous forme de grumeaux irréguliers ou de grains sphériques de dimensions variables. Il n'y a pas de réseau nucléaire véritable chez *Monocystis agilis*.

La genèse du fuseau est mise en évidence par les figures 20-23. On reconnaît le cône attractif de BRASIL; il n'y a pas de doute qu'il soit produit par la traction exercée sur la membrane nucléaire par l'écartement progressif d'un petit amas chromatique qui en se divisant donnera naissance aux deux centrioles. On suit parfaitement les contours de la membrane nucléaire; il ne s'agit donc pas d'un cône archoplasmique dont la base s'appliquerait sur la membrane du noyau. L'apparition du cône ne

coïncide pas nécessairement avec le moment où les chromosomes sont définitivement constitués; elle peut se faire tout au début de la prophase (fig. 20). Le dédoublement du cône est parfois terminé avant que la pulvérisation des granules chromatiques soit accomplie (fig. 22-23). Je conçois autrement que BRASIL ce dédoublement. Cet auteur et après lui HOFFMANN (09, fig. 5-6) ainsi que LÉGER et DUBOSCQ (09, fig. 16) croient à une division du cône tout entier; j'observe, au contraire, la division de la masse chromatique occupant le sommet du cône; les deux centrioles ainsi formés s'écartent alors l'un de l'autre en longeant la membrane nucléaire qui les retient; leur écartement progressif a pour résultat de tendre cette membrane (fig. 22). Lorsque les centrioles sont parvenus aux pôles du noyau, ils envoient à l'intérieur de celui-ci les filaments achromatiques qui donnent au fuseau son aspect particulier. Deux fois seulement j'ai observé la présence d'irradiations au sommet des centrioles. La figure 23 qui représente un de ces cas, est tirée d'un kyste dans lequel d'autres noyaux parvenus à la même étape de leur développement ne montraient pas d'irradiations. Il semble donc qu'elles soient exceptionnelles chez *Monocystis agilis*. Les figures 24 a, b, c sont intéressantes parce qu'elles montrent un fuseau complètement formé à l'intérieur de la membrane nucléaire. A la métaphase cette apparence est très fréquente; on la trouve aussi dans la figure 25 de BRASIL (05^b).

Dans une vue polaire de la métaphase Mulsow (11, fig. 31 et 32) a observé à ce stade le clivage longitudinal des chromosomes.

C'est ordinairement au début de l'anaphase que la membrane nucléaire se rompt; la rupture est due à l'écartement des centrioles sur un même axe longitudinal (fig. 24 d, e) mais il n'est pas rare que la membrane nucléaire ait disparu avant l'anaphase (fig. 24 f); ses vestiges sont confondus avec les filaments fusoriaux.

A la fin de l'anaphase (fig. 25), on constate fréquemment la torsion du fuseau figurée déjà par CUENOT et par BRASIL. Les chromosomes qui arrivent serrés aux pôles du fuseau plongent dans une vacuole claire autour de laquelle se dessine la membrane limitante du nouveau noyau. Il se peut que les morceaux provenant de la rupture de la membrane primitive contribuent à la formation de la membrane de reconstitution. La télophase est

normale, mais il n'y a pas formation d'un réseau nucléaire ; les chromosomes se dissocient en grains et en grumeaux de dimensions variables.

Pendant le repos du noyau il y a sans doute élaboration de nouvelle chromatine ; en effet, la quantité totale de la chromatine des noyaux de multiplication l'emporte considérablement sur la quantité primitive de la première mitose : la persistance fréquente d'un ou plusieurs grains chromatiques à côté des chromosomes placés au fuseau (fig. 24 *c* et *f*) appuie également cette idée.

Il n'y a pas synchronisme dans les cinèses de multiplication. La figure 17 (syzygite supérieur) en est une preuve évidente : l'un des noyaux est en prophase, l'autre en métaphase. Cette dernière n'est pas du type normal ; j'en attribue l'irrégularité à l'action trop énergique du fixateur de BOUIN ; il semble que la chromatine ait été en grande partie soustraite aux chromosomes et entraînée vers les pôles du fuseau.

Je ne crois pas à la présence, chez *Monocystis agilis*, de noyaux somatiques et de noyaux génératifs. Si tous les noyaux ne donnent pas des gamètes cela est uniquement attribuable au fait qu'un certain nombre d'entre eux n'ont pu gagner la périphérie du kyste : ils sont plus gros parce qu'ils appartiennent à une génération antérieure. Le sort de ces noyaux est la dégénérescence plus ou moins précoce dans le cytoplasme ; la figure 28 en montre quelques-uns encore intacts tandis que les gamètes formés sont sur le point de se détacher du soma grégarinien.

Dans la littérature récente des Monocystidées je ne connais que WOODCOCK (86) qui n'ait pas observé la multiplication des noyaux par figure mitotique ainsi que l'ont fait connaître ROBOZ (86) et HENNEGUY (87). WOODCOCK n'a pas vu les premières cinèses de *Cystobia irregularis*, mais il ne doute pas qu'elles soient amitotiques ; il appuie son opinion sur l'observation qu'il a faite de la division par voie directe d'un noyau de troisième génération (sa fig. 47). Après un certain nombre de cinèses, les noyaux se sépareraient en deux groupes : noyaux somatiques, gros, ovales, à chromatine disposée périphériquement, et noyaux germinatifs, petits, ronds, à chromatine dense ; les premiers dégénèrent, tandis que les seconds se diviseront désormais par

voie indirecte (une fois ou deux) pour donner naissance aux gamètes. Je ne crois pas que l'opinion de Woodcock puisse se soutenir. Il suffit de parcourir les planches de son mémoire pour être convaincu que ses dessins ont été exécutés d'après un matériel mal fixé.

Chez *Geneiorhynchus monnieri*, GALTZOFF (11) a décrit trois variétés de la division dans les cinèses de multiplication :

a) A l'équateur des premières cinèses il dessine quatre chromosomes ; ceux ci se coudent et deux anses se dirigent vers chaque pôle ;

b) Les cinèses plus avancées sont caractérisées par des chromosomes globuleux et par l'absence de radiations astériennes ;

c) Enfin, les petits noyaux se divisent par amitose.

Je ne sais ce qu'il faut penser de ces modalités de la caryocinèse chez une même espèce. Je suis disposé à croire que GALTZOFF s'est servi d'un matériel en partie défectueux ; en effet, s'appuyant sur ce qu'il a observé au microscope, GALTZOFF affirme que les sporoblastes naissent de la condensation d'un réseau chromidial formé par la chute dans le protoplasme des particules chromatiques des noyaux de multiplication.

E. — Les cinèses de maturation

Les deux dernières cinèses multiplicatives de *Monocystis agilis* sont réductionnelles. Afin que l'on se retrouve aisément dans les exemples que j'apporterai à l'appui de ce fait, je donne dans un tableau le nombre de noyaux que produit chaque division au sein des syzygites.

La première division donne 2 noyaux.

La deuxième » » 4 »

La troisième » » 8 »

La quatrième » » 16 »

La cinquième » » 32 »

La sixième » » 64 »

A l'anaphase, on voit toujours plus de quatre chromosomes ; en réalité il y en a huit, mais on ne les compte bien que dans les cas favorables.

La septième division donne 128 noyaux.

La huitième » » 256 »

A l'anaphase on voit quatre chromosomes.

J'ai figuré des cinèses avec huit chromosomes anaphasiques dans des syzygites renfermant 3, 5, 9 noyaux (Je renvoie à l'explication des planches où j'indique le nombre des noyaux renfermés dans le syzygite d'où le dessin est tiré).

J'ai observé un kyste dont les syzygites ont respectivement 36 et 28 noyaux ; or les cinèses qu'il contient ont toujours plus de quatre chromosomes (je suis parvenu à en compter sept) ; donc la cinquième et la sixième cinèses sont normales.

Dans un kyste j'ai compté 87 noyaux dans un des syzygites et 79 dans l'autre ; dans un autre kyste je compte respectivement 77 et 93 noyaux ; les anaphases ont quatre chromosomes ; j'en conclus que la septième cinèse est réductionnelle.

Dans un kyste j'ai compté 212 noyaux dans l'un des syzygites et 190 l'autre.

En détail, 212 noyaux :

- 190 au repos ou en prophase ;
- 5 anaphases complètes : 10 noyaux ;
- 10 demi-anaphases ou télophases : 10 noyaux ;
- 1 métaphase : 2 noyaux.

En détail, 190 noyaux :

- 169 au repos ou en prophase ;
- 6 anaphases complètes : 12 noyaux ;
- 3 demi-télophases : 3 noyaux ;
- 3 métaphases : 6 noyaux.

Dans ce kyste les anaphases ont quatre chromosomes : donc la 8^e cinèse est réductionnelle.

Au moment où la 7^e division va commencer, la plupart des noyaux sont disposés à la surface des syzygites ; ceux qui n'ont pu gagner la périphérie sont condamnés à dégénérer au sein du cytoplasme où on en trouvera les vestiges sous forme de petits filaments ou de grains sidérophiles.

Quel est le mécanisme de la réduction chez *Monocystis agilis* ? Je ne puis répondre à cette question car une bonne interprétation des figures réductionnelles doit nécessairement reposer

sur l'observation exacte de tous les stades du phénomène. Or, un seul stade est observable avec netteté : l'anaphase. Ce stade est précisément celui qui renferme le moins de données concernant l'explication des phénomènes si importants de la réduction numérique des chromosomes. Je n'ai observé dans le détail ni la prophase, ni la métaphase, tant il est difficile de reconnaître les différents aspects des noyaux minuscules des dernières cinèses. J'ai essayé d'en donner une idée (fig. 26). Les filaments chromosomiens sont loin d'être aussi distincts qu'on les voit dans cette figure ; les déplacements de la vis micrométrique permettaient de les suivre aux différents niveaux de la coupe. J'en conclus que les noyaux de la fig. 26 ne sont pas quiescents ; s'ils représentent la prophase — ce qui est probable vu le nombre très restreint des cinèses visibles dans les syzygites parvenus à ce stade de leur développement — il est évident que le synapsis des chromosomes n'a pas encore commencé. Je ne crois pas avoir affaire à la plaque équatoriale en vue polaire tant cet aspect est rare (je n'en ai vu aucun exemple net parmi les cinèses de multiplication) ; de plus, la longueur et l'aspect des chromosomes observés sous le microscope ne plaident pas en faveur de ce stade.

Je l'ai dit, je n'ai bien vu que l'anaphase (fig. 27 *a, b, c*). La fig. 27 *a*, tirée du même syzygite que la fig. 26, en montre le début et fait penser à la séparation des chromosomes qui s'achève ; elle est comparable aux fig. 47 et 48 de MULSOW (11). De même que cet auteur (fig. 48-50), j'ai dessiné (fig. 27 *b*) les chromosomes ascendants encore réunis sur une même ligne droite par des traînées chromatiques. Ces traînées sont dues comme le pense MULSOW, à l'action du fixateur.

N'ayant pu suivre les kystes auxquels appartiennent ces cinèses, je ne sais si elles représentent la 7^e ou la 8^e génération.

Lorsque les dernières divisions sont achevées, les noyaux s'entourent d'une certaine quantité de cytoplasme ; les gamètes sont ainsi formés.

F. — *Les Gamètes et la Copulation*

La condensation du cytoplasme autour du noyau réduit est sans doute un phénomène très rapide car personne ne l'a observée jusqu'à présent.

Ainsi que je l'ai dit déjà, les syzygites posséderaient chacun 256 gamètes si tous les noyaux évoluaient normalement. Dans le kyste dont j'ai extrait la figure 28, il y avait au total 399 gamètes, soit 210 gamètes et cinq noyaux de déchet dans le syzygite supérieur, 189 gamètes et quatre noyaux de déchet dans le syzygite inférieur. Dans un autre kyste dont le développement fut plus régulier, j'ai compté : dans le syzygite supérieur 202 gamètes + 25 noyaux ; dans le syzygite inférieur 230 noyaux, soit :

201 noyaux au repos.

7 cinèses (anaphase ou télophase) : 14 noyaux.

7 demi-télophases : 7 noyaux.

4 métaphases : 8 noyaux.

Cet exemple est une preuve supplémentaire de l'absence de synchronisme dans l'évolution des grégarines enkystées.

Le gamète définitivement formé est piriforme ; il est limité par une membrane à peine visible ; le protoplasme est dense ; le noyau occupe le sommet et est très colorable ; la chromatine est portée par de petits filaments répandus dans tout le noyau. Je n'ai point observé le cône d'attraction de BRASIL, mais bien un corpuscule doué d'affinité sidérophile très prononcée, situé tout contre la membrane nucléaire et exerçant sur elle une traction dirigée vers l'extérieur ce qui a pour effet de donner au noyau sa forme de toupie caractéristique. CUNNINGHAM (07) a fait la même observation chez les gamètes de *Kalpidorhynchus*.

Je n'ai pas observé entre les gamètes d'un même couple une différence quelconque qui pût être interprétée en faveur d'un dimorphisme sexuel. Les gamètes n'ont pourtant pas toujours la même forme. On en rencontre des arrondis, des allongés ; quelques-uns renferment dans leur cytoplasme une vacuole, d'autres un granule sidérophile. Mais ces variantes s'observent parmi les gamètes de l'un et l'autre syzygite. La figure 29 montre ces variantes ; les

gamètes *a* et *b* sont empruntés à un même syzygite ; *c* et *d* également.

L'inconstance de ces inclusions me porte à croire qu'elles n'ont pas une signification particulière. J'ai dessiné (fig. 33) des copulas dans lesquelles on retrouve contiguë au noyau la vacuole que l'on rencontre dans certains gamètes. Ces dessins proviennent d'une coupe très décolorée. D'après HOFFMANN (09) la vacuole est constante dans les gamètes et les copulas. Quant au granule, je l'appellerais volontiers *chromatosome* ; ce terme a l'avantage de ne rien présumer concernant son rôle. Je ne crois pas qu'il serve à l'édification de la membrane du gamète, puisque celle-ci existe auparavant ; je ne conçois pas non plus qu'il puisse représenter le centriole de la prochaine division au sein du zygote ; il est probable qu'il s'agit simplement d'un granule quelconque échappé du noyau pendant son activité fonctionnelle.

J'ai mesuré de nombreux gamètes ; voici les données de ces mensurations :

Longueur : 8 à 9 μ .

Largeur : 5 1/2 à 6 μ .

Noyau, plus ou moins rond : 2,75 à 3 μ .

BRASIL (05) a décrit un dimorphisme sexuel peu accusé chez les monocystidées du Lombric. Ses dessins (¹), bien qu'empruntés à un kyste « où le dimorphisme atteint son maximum », ne sont pas convainquants. La différence minime de taille des gamètes ainsi que la différence de densité de leur cytoplasme ne me paraissent pas des caractères suffisants en faveur du dimorphisme sexuel, et cela pour ce motif : c'est que ces différences sont obtenues dans des circonstances particulières, par exemple lorsque deux trophozoïtes de dimensions inégales s'accouplent. J'en ai trouvé un exemple typique dans le cas signalé ci-dessus du kyste renfermant trois syzygites.

Dans les trois associés les gamètes étaient formés ; mais ceux du plus petit individu étaient de dimensions moindres que ceux

(¹) Les gamètes de ses figures 29 et 30 ont les dimensions suivantes :

Gamète σ diamètre de 3 1/2 à 4 μ ; noyau 1 1/2 μ .

Gamète φ diamètre de 4 1/2 à 5 μ ; noyau 2 μ .

En outre, BRASIL figure dans le noyau du gamète σ une chromatine plus dense que dans le noyau du gamète φ ; dans les noyaux de l'un et l'autre gamète il figure la chromatine disposée périphériquement. Je n'ai remarqué aucune différence entre les noyaux des gamètes de *M. agilis*.

de ses voisins plus vigoureux ; en outre, son cytoplasme était plus dense et conséquemment plus colorable. Les différences de densité du cytoplasme dans les gamètes mâles et femelles sont représentées dans les dessins des auteurs par des alvéoles de différentes dimensions. Ces alvéoles existent-elles réellement ? Pour ma part, je ne les ai vues dans aucun des nombreux gamètes que j'ai eus sous les yeux ; au contraire, j'ai toujours observé que le protoplasme des gamètes et des copulas était finement granuleux. C'est ainsi que je l'ai représenté. En dessinant des alvéoles dans le protoplasme des syzygites accouplés et autour des noyaux isolés des figures 18 à 25, je n'ai fait qu'imiter mes devanciers. Dans un cas (fig. 7) j'ai essayé de rendre par le dessin l'apparence réelle de protoplasme des syzygites enkystés ; je me suis contenté de cet essai.

En conclusion, je dirai que je ne serais disposé à accepter l'anisogamie dans le sens de BRASIL, qu'au cas où il serait démontré que la différence de taille et de coloration des gamètes est constante dans les kystes de monocystidées. Ce n'est certainement pas le cas pour *Monocystis agilis*.

Une anisogamie *indubitable* n'est connue que chez la plupart des Polycystidées ⁽¹⁾ : Stylorhynchides (LÉGER, 02), Dactylophorides (LÉGER et DUBOSCQ. 03 b), Actinocéphalides (LÉGER, 09), et Clepsidrinides (LÉGER, 04 ; LÉGER et DUBOSCQ, 09) chez ces familles le gamète mâle ou spermatozoïde est toujours reconnaissable à sa forme et au flagelle locomoteur dont il est pourvu à son extrémité postérieure. Semblable différenciation n'a jamais été observée chez les monocystidées. C'est pourquoi la plupart des auteurs ont conclu à l'isogamie chez cette famille.

Pour se libérer, les gamètes doivent vaincre la résistance du sarcocyte qui les retient au soma grégarinien. Ils poussent cette membrane devant eux par leur extrémité acuminée et finissent par la rompre. La figure 28 montre le sarcocyte tendu à la façon d'une guirlande au sommet des gamètes.

Après la libération des éléments sexuels on n'observe pas chez *Monocystis agilis* la désagrégation du soma grégarinien décrite

(1) Je laisse de côté les Aggrégatidées où le dimorphisme des gamètes est connu depuis longtemps. Ce ne sont pas des Grégarines comme l'ont pensé beaucoup d'auteurs, mais des Coccidies ainsi que l'établit Charles Foulon († 1916) dans son premier et unique mémoire biologique déposé à « La Cellule » en juillet 1914.

chez d'autres espèces. Ce dernier persiste encore quelque temps à l'état compact : ce n'est que plus tard, lorsque les sporocystes ont achevé leur évolution, qu'on constate sa diminution progressive par suite de sa liquéfaction.

La copulation ne succède pas immédiatement à la mise en liberté des gamètes ; ils évoluent quelque temps dans la cavité périzygitaire où ils sont le siège d'une transformation qui jusqu'ici n'a été observée par aucun auteur. Cette transformation consiste en un changement de forme du gamète par suite de l'étiement de son noyau (fig. 30 et 31).

Ce phénomène doit être très rapide puisque je ne l'ai observé que dans un seul kyste ; malheureusement je n'ai pu suivre ce kyste, sectionné polairement, que dans deux coupes, les dernières du porte-objet.

Je n'ai donc vu les changements de forme des gamètes que chez ceux provenus d'un syzygite ; ne sachant s'ils se produisent chez tous les gamètes du couple, je ne puis interpréter sûrement ce phénomène, d'autant plus que j'en ignore l'aboutissement ; je me contenterai de décrire ce que j'ai vu et de faire quelques réflexions.

Le phénomène débute par le dédoublement du granule particulièrement sidérophile qui occupe le sommet du noyau des gamètes.

Ce dédoublement peut être précoce ; il n'est pas rare de l'observer chez des gamètes encore retenus par le sarcocyte. Le gamète inférieur de la figure 28 en est un exemple. Les deux granules s'écartent aussitôt en longeant la membrane nucléaire de la même façon que les centrioles dans la préparation à la cinèse. Les figures 30 *b*, *c* et *d* s'observent parfois, quoique rarement, dans des kystes dont les gamètes sont encore adhérents par leur base au soma grégarinien. J'interprétais ces aspects comme des anomalies ; je n'en compris la signification qu'après que j'eus observé les aspects de la figure 31, extraites du kyste sectionné polairement. On voit par ces dessins que le noyau des gamètes subit une élongation considérable pendant laquelle sa chromatine réduite en fins granules est entraînée vers les extrémités du fuseau nucléaire. Le protoplasme s'étire à la suite du noyau si bien que le gamète d'abord piriforme prend successivement la forme d'une outre, d'une coupe, d'un chapeau colonial et pour

finir celle d'une barquette dont les extrémités amincies seraient terminées par une petite boule. A ce moment l'élongation nucléaire a atteint son maximum et le centre du fuseau est occupé par une plage claire.

Ces gamètes s'étaient détachés depuis peu de leur syzygite car d'autres gamètes piriformes ceux-là, adhéraient encore par leur base au soma nourricier. Le gamète de forme un peu plus allongée que la normale dessiné à droite de la figure 31 se trouvait à une distance notable des autres dans la cavité périsyzygitaire ; faut-il en conclure qu'au moment de copuler les gamètes de *monocystis agilis* reprennent leur forme initiale? CUÉNOT (01, fig. 22), HOFFMANN (09, fig. 38-39), LÉGER et DUBOSCQ (09, fig. 89 et 150) dessinent des copulations entre gamètes dont la forme n'a pas changé. C'est bien ce qu'il faut croire si l'on se reporte au copulas de mes figures 32 et 33. Mais alors, que signifie le phénomène que j'ai décrit? Faut-il y voir la persistance atavique d'un processus dont l'aboutissement normal serait la production du flagelle? Je ne le pense pas, étant donné que chez les familles où le flagelle existe son origine est différente ; rien d'ailleurs ne m'autorise à penser que seuls les gamètes mâles subiraient cette transformation ⁽¹⁾.

Je ne crois pas davantage qu'il faille songer à une division réductrice au sein du gamète comme pourrait le faire supposer l'étirement du noyau. J'ai établi que la réduction se produit là où elle doit se produire ; au surplus, rien dans ma figure 31 n'est comparable aux aspects décrits comme réducteurs (?) par PAEHLER (04) chez *Gregarina ovata* et par LÉGER et DUBOSCQ (09) chez *Gregarina munieri*. Il faut donc attendre des documents plus complets avant de pouvoir interpréter exactement ce curieux phénomène.

Le début de la copulation est rarement observé ; il est donc

(¹) On sait que chez *Stylorhynchus longicollis* LÉGER voit naître le flagelle du gamète mâle aux dépens d'un « centrosome » situé dans le voisinage du noyau. HOFFMANN a aussi figuré, d'après des observations sur le vivant, des gamètes mâles pourvus d'une queue. Mais celle-ci est protoplasmique et tire son origine de l'effort fait par le gamète pour se détacher du soma grégarinien. Une preuve que le noyau n'intervient pas dans la production de cette queue, c'est que pendant l'apparition de celle-ci, il conserve sa forme arrondie au sommet du gamète (fig. V du texte d'HOFFMANN). On pourrait se demander pourquoi seuls les gamètes mâles éprouvent de la difficulté à se détacher et possèdent de ce fait une queue, transitoire d'ailleurs, puisque les copulations observées par HOFFMANN se faisaient entre gamètes piriformes.

difficile de préciser comment s'effectue la conjonction des gamètes. HOFFMANN a vu sur le vivant l'accollement de gamètes semblables par leur extrémité postérieure élargie; grâce à la pression réciproque des gamètes cette extrémité s'aplatissait et bientôt la fusion des protoplasmes se produisait.

Dans ses figures 38 et 39, HOFFMANN dessine l'accollement latéral des gamètes. Chez *Hoplorhynchus* (09, fig. 43), chez *Actinocephalus* (09, fig. 89) et chez *Gregarina munieri* (09, fig. 150) LÉGER et DUBOSCQ dessinent la pénétration du gamète femelle par le rostre du gamète mâle, ordinairement à l'extrémité opposée à celle où se trouve le noyau femelle; au contraire, chez *Nina gracilis* (*Pterocephalus nobilis*), LÉGER et DUBOSCQ (09, fig. 34) dessinent la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf au niveau du noyau de ce dernier, si bien que la caryogamie suit immédiatement la pénétration du spermatozoïde. Ce dernier ressemble d'ailleurs étonnamment au spermatozoïde des métazoaires; comme lui il est constitué uniquement de chromatine et d'une queue mobile.

La figure 32 montre l'évolution de la copula de *Monocystis agilis* jusqu'au stade syncarion. On voit qu'il n'y a pas de différence entre les noyaux qui vont se conjuguer. Les granules sidérophiles que renferment parfois les copulas représentent de la chromatine échappée du noyau; on trouvait de semblables granules dans le protoplasme des gamètes.

La figure 33 montre également l'évolution de la copula jusqu'au stade syncarion, mais ici on voit la persistance des vacuoles observées dans les gamètes provenant de coupes très différenciées dans l'alun de fer. Etant donné que la vacuole est normalement située en arrière du noyau des gamètes, on peut se rendre compte de la façon variée dont s'accomplit la copulation: latéralement avec les gros bouts du même côté (*f* et *d*), latéralement avec les bouts alternants (*b*), postérieurement par le contact des gros bouts (*c*) et enfin par la pénétration du noyau mâle dans le gros bout du gamète femelle (*e*). Les noyaux sexuels et les vacuoles se fusionnent chacun à chacun et le syncarion est formé (*g*).

La figure 33 est tirée d'un kyste dont toutes les copulas renferment des vacuoles. Je ne crois pas avoir eu affaire à un artefact et je pense bien que les coupes suffisamment différenciées montreraient toujours une vacuole derrière le noyau des

gamètes. PROWAZEK (02) a figuré dans de nombreux gamètes une petite zone de protoplasme condensé ; de même il a dessiné des copulas au sein desquelles une ou deux de ces taches sombres étaient visibles. Je pense que ces taches sombres représentent les vacuoles dont je viens de parler.

G. — *Formation des spores*

La copulation est terminée lorsque la fusion des noyaux sexuels est accomplie.

Le zygote, d'abord arrondi, a un diamètre variant entre 9 et 10 μ ; il devient bientôt ovale, puis biconique ; sa longueur atteint alors 12 à 14 μ , sa largeur 6 μ ; le noyau conserve son diamètre initial, soit 4 μ . A ce moment de son évolution le zygote — ou bien ne renferme aucune inclusion — ou bien renferme soit une vacuole adhérente au noyau, soit un ou deux granules chromatiques (fig. 34) ; on trouvait semblables inclusions dans les gamètes et les copulas : elles ont persisté dans le zygote.

Je n'ai jamais vu l'expulsion dans le cytoplasme du gros grain que BRASIL (05 b, fig. 35-36) croit devoir servir à la constitution des masses chromatiques diffuses qui existent aux extrémités du cytoplasme dans le sporocyste.

Le zygote ne tarde pas à s'entourer d'une paroi rigide ; on l'appelle alors sporocyste. On distingue dans cette paroi l'épispore et l'endospore comparables par leur origine et leur nature à l'épikyste et à l'endokyste de HENNEGUY. Aux extrémités du sporocyste apparaît un petit onglet très réfringent ; c'est par cet onglet (orifice polaire de HESSE) que les sporozoïtes s'échappent lorsque la spore a été ingérée par un animal. Il n'est pas rare d'observer un espace clair entre l'endospore et le cytoplasme du sporocyste, ce qui prouve que l'origine de l'enveloppe rigide du sporocyste est la même que celle du kyste. Le sporocyste mesure 21 à 22 μ de long sur 8 μ de large ⁽¹⁾.

(1) Dans les vésicules séminales des Lombrics de Normandie, BRASIL a observé trois sortes de spores ; il leur donne pour longueur :

26 à 28 μ chez une espèce.

20 à 22 μ chez une autre espèce.

15 μ chez une troisième espèce.

BRASIL a remarqué que les petits kystes renfermaient les plus grandes spores.

La chromatine d'abord morcelée dans le noyau sous forme de grumeaux épais, s'y organise bientôt en petits filaments; il y a sans doute huit chromosomes, mais il est impossible de les compter. Je n'ai pu suivre les étapes de l'une quelconque des divisions intrasporocystaires; j'ai seulement observé la télophase de la première et de la deuxième division.

La figure C du texte représente la condensation des chromosomes dans l'un des noyaux de reconstitution de la première division intrasporocystaire. Il y a dans cette figure une preuve que l'aspect figuré par BRASIL (05 b, fig. 39) ne représente pas la fin de l'anaphase de la première division, mais bien les noyaux allongés des sporozoïtes répartis aux pôles en deux groupes de quatre. Je suis d'autant plus convaincu de cela que les aspects analogues rencontrés par moi se sont toujours montrés semblables à eux-mêmes, c'est-à-dire que j'ai toujours vu quatre bâtonnets disposés *sans orientation* aux pôles du sporocyste et non pas dans une situation intermédiaire entre l'équateur et le pôle à la façon des chromosomes anaphasiques.



Fig. C.

Les divisions intrasporocystaires s'effectuent très rapidement car on rencontre fréquemment des kystes à l'intérieur desquels les sporocystes ont deux, quatre ou huit noyaux arrondis. Je crois, sans pouvoir l'affirmer, que les spores dont les noyaux sont allongés sont seules mûres et que l'allongement du noyau va de pair avec le cloisonnement du cytoplasme dans le but de former les huit sporozoïtes.

Certains auteurs ont distingué chez une même grégarine des kystes à macrospores et des kystes à microspores; je crois que cette distinction est superflue. Les petites variantes que l'on rencontre, d'un kyste à l'autre, dans les dimensions des spores de *monocystis agilis* sont dues à de petites différences de taille que peuvent présenter les gamètes.

Pour finir, je signalerai que l'on trouve parfois dans les kystes mûrs de *monocystis agilis* des spores à trois et à quatre sommets. Ce sont là des monstruosité observées déjà par SCHMIDT et LIEBERKÜHN en 1854. On n'est pas surpris de les ren-

contrer parmi les milliards de spores que montre l'examen microscopique des vésicules séminales du lombric.

PARTIE GÉNÉRALE

La première mitose

Monocystis agilis fournit le seul exemple connu jusqu'ici de la participation de tout le contenu nucléaire à la première division du noyau des grégarines enkystées. Toutefois, parmi les travaux antérieurs, j'ai noté des dessins desquels il ressort que des cinèses semblables à celle de *M. agilis* ont été figurées sinon interprétées. C'est ainsi que WOLTERS (91, fig. 8, 10, 13) a dessiné des syzygites dans lesquels le fuseau achromatique est le seul élément figuré, mais son travail est trop pauvre en renseignements cytologiques pour que l'on en tienne compte. Il n'en est pas de même des travaux de CUÉNOT (01) et de BRASIL (05 b). Ces auteurs ont dessiné, je l'ai dit précédemment, l'anaphase typique de la première division de *M. agilis* ; mais comme ils n'ont pas observé tous les stades préparatoires à la première division, ils ne pouvaient pas supposer qu'ils avaient affaire à un type particulier de division.

L'opinion générale des protistologistes est que chez les Grégarines enkystées « une partie seulement du parent passe dans les noyaux-fils » tandis que « le reste demeure inerte ».

Cette thèse, émise pour la première fois par CUÉNOT en août 1899 ⁽¹⁾ recevait confirmation cette même année par les travaux de MRAZÉK ⁽²⁾ et de SIEDLECKI (décembre).

1. Les recherches de CUÉNOT ont porté sur les *Monocystis* du lombric et sur les *Diplocystis* du grillon domestique.

a) Parmi les *Monocystis*, CUÉNOT a rencontré surtout *M. magna* SCHMIDT ; je crois, par conséquent, qu'il faut attribuer

⁽¹⁾ CUÉNOT : Sur la prétendue conjugaison des Grégarines (*Bibl. anatomique*. Nancy, p. 70-74). C'est ce travail considérablement augmenté qui a paru en 1901 dans les *Archives de Biologie*.

⁽²⁾ MRAZÉK. Studia o sporozoich. I. Dělení jaderné a sporulace u Grégarin. (Věstník Kral. Společnosti nauk). Je n'ai pu me procurer ce mémoire dont j'aurais volontiers examiné les planches ; j'en juge d'après les comptes rendus bibliographiques.

à cette espèce ses figures cytologiques du début de la première mitose.

Voici comment les phénomènes se succèdent : à proximité du noyau, apparaît dans le cytoplasme une sphère attractive pourvue d'irradiations ; cette sphère se dédouble ; les deux sphères ainsi formées viennent au contact de la membrane nucléaire et envoient dans le noyau les fibres achromatiques du fuseau ; celui-ci englobe seulement l'idiochromatine sous forme de grains ou de petits bâtonnets ; à l'anaphase la membrane nucléaire se rompt et libère le ou les nucléoles vacuolaires qui se dissoudront lentement dans le cytoplasme.

b) Chez les *Diplocystis* du Grillon, le fuseau très petit englobe seulement le micronoyau « sorti très probablement du noyau au début du processus de sporulation ».

Remarque importante : dans les cinèses de *Monocystis*, CUÉNOT dessine à l'anaphase et, dans un cas, à la prophase plus de quatre chromosomes.

2° MRAZEK étudie la grégarine de *Rhynchelmis*. Chez cette espèce le fuseau est intranucléaire, mais le nucléole est expulsé avant la mitose. Dans le micronoyau de CUÉNOT, MRAZEK ne voit qu'une centrosphère ; il dessine des cinèses à quatre chromosomes.

3° SIEDLECKI étudie la monocystidée intestinale de *Ciona intestinalis*.

La première cinèse s'effectue également sans la participation du caryosome. Avant toute transformation quelconque du noyau la chromatine typique recouvre le caryosome sous forme d'une calotte (ses fig. 2 et 3). A un moment donné, la membrane nucléaire se rompt et tout le contenu nucléaire devient libre dans le cytoplasme ; la chromatine typique s'y rassemble en un amas qui est englobé par un fuseau caractéristique mais très petit ; le caryosome intact et quelques grains chromatiques se résorbent lentement dans le cytoplasme. Dans ses cinèses, SIEDLECKI figure des chromosomes indistincts ; dans le noyau des gamètes il voit ordinairement quatre masses chromatiques réunies par des filaments.

Les auteurs qui étudièrent dans la suite la première mitose chez les Grégarines retrouvèrent l'un ou l'autre type décrit en 1899. Il y a parfois de légères variantes.

Pour PROWAZEK (02) le premier fuseau des monocystidées du lombric englobe seulement un micronucléus vésiculaire sorti du noyau primitif par un orifice qui se referme après son expulsion.

CECCONI (02) attribue à *M. agilis* une division initiale selon le type décrit par MRAZEK.

Chez *Pterocephalus nobilis* (*Nina gracilis*), LÉGER et DUBOSCQ (03b) retrouvèrent le type décrit par SIEDLECKI, mais le nucléole s'est préalablement pulvérisé dans le noyau. Dans de nouvelles recherches sur le même objet (09), ces auteurs ont dessiné (fig. 12) un micronoyau complètement reconstitué, entouré d'une membrane et pourvu d'un cône allongé s'appliquant par sa base sur cette membrane. La première mitose semble donc s'effectuer aux dépens d'un noyau de néoformation. Dans les cinèses de multiplication, LÉGER et DUBOSCQ dessinent quatre chromosomes anaphasiques plus un long chromosome axial qui ne se divise qu'à la fin de l'anaphase pour donner naissance, en se condensant, au caryosome des noyaux-fils.

Chez *Clepsidrina ovata*, SCHNITZLER (05) décrit une mitose semblable à celle de *Pterocephalus nobilis*.

BRASIL (05b), étudiant les Monocystidées du Lombric, confirme, dans leur ensemble, les observations de CUÉNOT ; seulement il a toujours vu la désagrégation du ou des nucléoles précéder l'apparition du fuseau. Il distingue trois types se rapportant à des monocystis différents.

Premier type. — Le fuseau dolioliforme traverse le noyau de part en part ; la chromatine non utilisée reste à côté du fuseau ; elle sera dispersée dans le cytoplasme après la dissolution de la membrane nucléaire. Les deux premières divisions se succèdent sans intervalle de repos et « les appareils polaires des mitoses successives dérivent par divisions également successives de l'appareil centrosomien émané du noyau primitif ».

Deuxième type. — Le fuseau a la même origine, mais il englobe de gros grains chromatiques provenant du Karyosome ; ces grains se transforment en chromosomes épais ; la chromatine en excès est rejetée hors du fuseau avant la télophase.

Troisième type. — Le caryosome cède une partie de sa chromatine au noyau, il se forme un spirème épais qui est englobé par le fuseau ; celui-ci, d'abord biconique, prend à l'anaphase la forme d'un biscuit.

Dans aucun cas BRASIL n'a compté les chromosomes, il en dessine parfois quatre, parfois plus.

Chez *Urospora lagidis* et *Gonospora varia*, BRASIL (03a) voit dans une division quelconque du noyau le spirème se couper en huit anses chromatiques.

LYNDHURST DUKE (11) voit apparaître la première figure mitotique chez *Metamera schubergi* aux dépens de grumeaux chromatiques d'origine à la fois nucléaire et caryosomienne ; mais il s'écarte des auteurs précédents en ce qui concerne l'apparition du fuseau ; il voit naître celui-ci, dans le noyau, d'une masse diffuse qui s'organise en filaments fusoriaux.

MULSOW (11) a observé chez *Monocystis rostrata* un type particulier de constitution de la première figure mitotique.

Les phénomènes se succèdent de la façon suivante :

Le nucléole se fragmente et se dissout lentement dans le suc nucléaire ; on en trouve encore des vestiges après la disparition de la membrane nucléaire ; cette disparition n'a pas lieu à un temps déterminé. Parmi les grains nucléolaires apparaissent des filaments minces qui se pelotonnent avant de se mettre au fuseau. L'origine du fuseau est protoplasmique, du moins le noyau semble ne point prendre part à sa formation. MULSOW voit apparaître à un niveau quelconque de la membrane nucléaire deux taches sombres de protoplasme condensé contenant quelques grumeaux chromatiques ; jamais il n'a vu une tache unique qui se diviserait. Ces taches grandissent et prennent une structure déterminée ; des radiations partent du centre de ces formations et pénètrent dans le cytoplasme où elles se rencontrent de façon à constituer un fuseau qui effleure la membrane nucléaire. A un moment donné on voit le peloton chromatique au milieu du fuseau ; les chromosomes se disposent en plaque équatoriale et la division s'achève. Dans deux cas seulement MULSOW a vu la pénétration des radiations fusoriales dans le noyau ; il considère ces cas comme exceptionnels. Dans la première cinèse et dans les suivantes, il y a toujours huit chromosomes à l'anaphase ; avant la formation des gamètes, il n'y a plus que quatre chromosomes anaphasiques. Il y a donc réduction.

De ce coup d'œil rétrospectif sur la littérature cytologique des Grégarines, il semble résulter qu'il y a une grande diversité dans la façon dont s'accomplit la première division du noyau. Cette

diversité est plus apparente que réelle. Abstraction faite des contradictions qui existent entre les résultats obtenus par des auteurs qui ont étudié le même objet — ce qui indique qu'il y a des études à refaire. — On peut, je pense, ramener ces différents types à un facteur commun.

Voici, rassemblés en un tableau, les types connus de la première division chez les Eugrégarines.

Type I. — La première cinèse se fait aux dépens d'un micro-noyau qui s'est reconstitué dans le cytoplasme après la rupture du noyau primitif ; le caryosome paraît ne pas intervenir dans la production de la chromatine de division.

Ce type se rencontre chez les *Diplocystis* du Grillon, chez *M. ascidia*, chez les *monocystis* du lombric (PROWAZEK), chez *Pterocephalus nobilis*, chez *Geneiorhynchus monnieri* (GALTZOFF, 11) ⁽¹⁾.

Type II. — La première cinèse se fait par l'intermédiaire d'un fuseau intranucléaire qui englobe la chromatine pulvérisée du noyau à l'exclusion du caryosome ; ce dernier est rejeté ou bien persiste dans le noyau. Ce type se rencontre chez les *monocystis* du lombric (CUÉNOT-CECCONI), chez la Grégarine de *Rhynchelmis* (MRAZEK).

Type III. — La première cinèse se fait par l'intermédiaire d'un fuseau intranucléaire qui englobe de la chromatine d'origine à la fois nucléaire et karyosomienne.

Ce type se rencontre chez les *monocystis* du Lombric (BRASIL), chez *Metamera schubergi* (LYNDHURST DUKE).

Type IV. — La première cinèse se fait par l'intermédiaire d'un fuseau d'origine cytoplasmique et tangentiel au noyau ; les chromosomes ne représentent qu'une minime partie de la chromatine nucléolaire primitive. Ce type se rencontre chez *M. rostrata* (MULSOW) et peut-être chez *Kalpidorhynchus arenicolae* (ROBINSON, 11) ⁽²⁾.

Type V. — La première cinèse se fait par l'intermédiaire d'un

⁽¹⁾ Dans la première mitose de *Geneiorhynchus*, GALTZOFF ne dessine pas de véritables chromosomes, mais des granules disposés en deux rangées parallèles ; les pôles très chromatiques ont l'aspect de massues.

⁽²⁾ A l'anaphase de la première cinèse et des cinèses suivantes, ROBINSON voit toujours quatre chromosomes ; à la métaphase d'une cinèse quelconque la matière chromatique est représentée par deux rangées de grains sidérophiles.

fuseau intranucléaire englobant huit chromosomes d'origine exclusivement nucléolaire.

Ce type se rencontre chez *M. agilis* (BASTIN) et peut-être chez *Rhynchocystis hessei* (COGNETTI DE MARTIIS, 11) ⁽¹⁾.

Comment expliquer ces différentes modalités de la première mitose ? Ainsi qu'on l'a vu, les premiers travaux cytologiques importants (1899) avaient fait connaître plusieurs cas de production de la première figure mitotique sans la participation du caryosome ; aussi les chercheurs de cette époque ne trouvèrent-ils rien de mieux pour expliquer ce fait, que de distinguer dans le contenu nucléaire deux sortes de chromatine : l'une servant à la nutrition de l'individu, la *trophochromatine* encore appelée chromatine végétative ou plastine, l'autre servant à la reproduction de l'individu, l'*idiochromatine*, encore appelée chromatine générative ou typique ; le nucléole contenait la trophochromatine tandis que l'*idiochromatine* était représentée par les petits amas de chromatine pulvérisée qui se trouvent en suspension dans la cavité nucléaire. CUÉNOT écrivait en 1901 : « Il semble que la chromatine qui va former les noyaux-fils est absolument indépendante du nucléole, puisque celui-ci disparaît indifféremment avant ou après la formation de cette chromatine » ⁽²⁾.

Dans la suite, lorsqu'on connut que chez certaines espèces le caryosome fournissait une partie de sa chromatine aux chromosomes, la distinction entre les deux sortes de chromatine ne disparut pas, mais on émit l'idée que le caryosome contenait à la fois l'*idio-* et la *trophochromatine*, et, en effet, les colorations différentielles faisaient apparaître dans le caryosome deux teintes, dont l'une était celle des granulations suspendues dans la cavité nucléaire ; les chromosomes qui naissaient de ces granulations

⁽¹⁾ COGNETTI DE MARTIIS n'a pas vu le premier fuseau de sa monocystidée, mais il a vu apparaître les chromosomes filamenteux aux dépens des grains chromatiques issus de la dislocation du caryosome. COGNETTI DE MARTIIS croit que la dissolution de la membrane nucléaire précède la mise au fuseau des chromosomes.

⁽²⁾ La distinction entre les deux chromatines est à ce point entrée dans la littérature biologique spéciale qu'un récent auteur (MULSOW, 1911) écrit : « Da man wohl annehmen kann, das den Gregariennucléolus, ebenso wie des Metazoencies, nicht idiochromotischer Natur ist, würde auch bei den Gregarinen eine direkte Entstehung der Chromosomen aus Nucleo'en theoretischen Schwierigkeiten begegnen ». Le même auteur ajoute après avoir cité des exemples connus de « Nutrition » des chromosomes aux dépens du Nucléole : « Solche Vorgängen bieten wohl keine theoretischen Schwierigkeiten, sobald man nicht gerade das Chromatin als Vererbungsträger in Chromosom ansieht ».

s'imprégnaient de l'idiochromatine en réserve dans le caryosome et celui-ci contribuait de la sorte à la nutrition des chromosomes.

Mais les colorations différentielles présentent trop d'irrégularités pour qu'on leur attribue une signification aussi précise. Au reste elles manquent parfois chez des espèces où le caryosome intervient partiellement dans la cinèse initiale. De plus, chez *Monocystis agilis* où la chromatine englobée par le fuseau est d'origine uniquement caryosomienne, il n'y a pas lieu de tenir compte de la distinction entre les deux sortes de chromatine (v. pl. VII du mémoire de HESSE, 09).

Les différentes modalités de la première cinèse reconnaissent donc une autre origine. Je suis convaincu que c'est la quantité initiale de chromatine contenue dans le noyau primitif qui détermine la modalité selon laquelle se fera la première mitose.

Ainsi les grégarines qui possèdent un noyau volumineux auront toujours une mitose du type I ou IV (ce dernier ne diffère d'ailleurs du type I que par la façon dont naît le fuseau) ; les grégarines qui possèdent un noyau de dimensions moyennes auront une mitose du type II ou III ; et les grégarines dont le noyau contient à peu près la quantité de chromatine nécessaire à la constitution des chromosomes auront une mitose du type V. Si maintenant deux types se rencontrent chez une même espèce c'est dû à ce qu'au moment de l'accouplement, les trophozoïtes peuvent posséder un noyau dont la réserve chromatique est plus ou moins grande.

A l'appui de cette explication, quelques exemples :

Chez *Pterocephalus nobilis*, le noyau encore intact des Syzygites a un diamètre variant entre 40 et 100 μ ; dans une des figures de LÉGER et DUBOSCQ (09) le noyau a un diamètre de 45 μ ; dans la figure qui représente l'approche de la cinèse, le micronoyau a un diamètre de 7 μ ; il est donc 250 fois plus petit que le noyau initial.

Chez *Geneiorhynchus*, le noyau initial a un diamètre variant entre 80 et 90 μ (GALTZOFF).

Chez *Monocystis rostrata*, MULSOW retrouve la section du noyau primitif dans 10 à 12 coupes de 7 1/2 μ ; le noyau a donc un diamètre variant entre 75 et 100 μ ; le fuseau de la première cinèse

est petit et englobe des chromosomes qui représentent une infime portion de la quantité initiale de chromatine contenue dans le Nucléole.

Chez *Diplocystis*, CUÉNOT (01) (fig. 27-34) dessine un noyau initial dont le diamètre est d'environ $80\ \mu$; quoi d'étonnant à ce que la première mitose se réalise aux dépens d'un micronoyau !

Chez *Monocystis magna*, le noyau initial est de dimensions moyennes ; le fuseau est intranucléaire mais n'englobe qu'une partie de la chromatine. Chez *Monocystis agilis*, je retrouve ordinairement le noyau initial dans deux coupes de $7\ 1/2\ \mu$; aussi le fuseau intranucléaire englobe-t-il des chromosomes d'origine exclusivement caryosomienne.

En terminant ces considérations d'ensemble sur la première cinèse, je voudrais attirer l'attention des cytologistes sur un point particulièrement difficile à interpréter.

On a vu que chez *M. agilis* les premiers chromosomes naissent de la juxtaposition de particules chromatiques issues du caryosome (fig. 8-10) ; comment expliquer que ce procédé donne toujours naissance à huit chromosomes ?

S'il y avait un *réseau nucléaire* dans le noyau primitif, l'on pourrait croire que les chromosomes distincts de la prophase sont le résultat de l'homogénéisation des chromosomes réticulés du noyau quiescent (GRÉGOIRE et WYGAERTS, 03). Mais comme ce n'est point le cas, cette explication doit être écartée. Le fait reste à expliquer.

2. Les cinèses réductionnelles

Des phénomènes très variés ont été décrits comme réducteurs chez les Grégarines.

SIEDLECKI et à sa suite beaucoup d'auteurs interprétèrent comme une véritable réduction la constitution de la première figure mitotique aux dépens d'une minime partie du noyau primitif.

BRASIL (03b), de son côté, considérait comme phénomène réducteur la succession sans intervalle de repos des deux premières divisions chez les *Monocystis* du Lombric.

Ces interprétations sont rejetées depuis que chez certaines

espèces de Grégarines des réductions avec figure mitotique ont été décrites dans les gamètes avant la copulation.

PAEHLER (04), confirmé par SCHNITZLER (05), a figuré dans les gamètes de *Clepsidrina ovata* l'élimination d'un grain chromatique par l'intermédiaire d'une « caryocinèse typique » à la périphérie du gamète. Les dessins de ces auteurs n'ont rien de convainquant.

LÉGER (07) a décrit chez *Ophryocystis mesnili* un cycle évolutif particulier. Parmi les noyaux-fils provenant de la première division au sein du kyste, l'un cesse de se diviser : c'est le noyau somatique ; l'autre se divise encore une fois : c'est le noyau germinatif. Des deux noyaux issus de sa division, l'un dégénère : c'est le noyau de réduction ; l'autre s'entoure de protoplasme et le gamète est ainsi constitué. LÉGER croit à une réduction véritable parce que dans les noyaux issus de la première cinèse il y a huit grains chromatiques, tandis que dans les noyaux issus du noyau germinatif il n'y en a plus que quatre. Les deux gamètes s'accouplent et dans le sporocyste unique il se formera huit sporozoïtes par le procédé ordinaire.

Dans les gamètes d'une Clepsidrine, *Gregarina munieri*, LÉGER et DUBOSCQ (09) ont décrit deux cinèses réductionnelles. Voici la succession des phénomènes : ayant la réduction, la chromatine du noyau se tasse en un gros amas central simulant un caryosome ; la première division de cet amas chromatique donne deux éléments à peu près égaux ; le premier noyau expulsé forme un fuseau externe de chromatine et se divise souvent encore une fois, tandis que le noyau resté à l'intérieur du gamète subit une nouvelle division, mais cette fois inégale. Le gamète est prêt pour la copulation.

La ressemblance que présentent ces divisions intragamétiques avec ce qui se passe dans l'œuf des métazoaires est trop évidente pour que les auteurs sus-nommés n'aient pas songé à y reconnaître une véritable réduction. Mais, je l'avoue, les figures dessinées par les savants professeurs de Grenoble et de Montpellier ne me convainquent pas.

Il n'en est pas de même des cinèses réductionnelles dessinées par MULSOW (1911) chez *M. rostrata*. A l'anaphase des cinèses précédant immédiatement la formation des gamètes, MULSOW voit toujours quatre chromosomes ; à l'équateur il voit huit chromo-

somes, mais pas quatre doubles. Il conclut de cette disposition que la réduction doit se faire peu avant l'anaphase et il suppose que les huit chromosomes ne se clivent pas, mais restent intacts, quatre allant vers un pôle, quatre vers l'autre pôle. Mulsow n'a pu préciser si la réduction se fait en deux étapes, celle qu'il décrit pouvant être la première ou la deuxième de ces étapes. Seule la numération des noyaux eût pu trancher cette question ; mais je conçois qu'elle soit très difficile, sinon impossible, dans des syzygites qui donneront naissance à plus de mille gamètes.

Chez *M. agilis*, où cette numération est possible, j'ai pu établir que la réduction se fait en deux étapes. Bien que je n'aie pas observé le détail du phénomène, je crois qu'il y a lieu de supposer que ces étapes sont identiques à celles que l'on rencontre chez les plantes et les animaux ; la première cinèse serait hétérotypique, la seconde homœotypique.

Les noyaux de la figure 26 ne montrent pas le synapsis des chromosomes ; ceux-ci paraissent être encore au nombre de huit. Cependant le synapsis doit avoir lieu puisque l'anaphase de la 7^e cinèse montre toujours quatre chromosomes. L'interprétation de Mulsow simplifie trop le phénomène ; au reste, dans sa figure 46, il dessine à la métaphase, huit chromosomes disposés en quatre groupes de deux chromosomes de même forme, ce qui indique que la séparation des chromosomes primitivement accolés vient de se produire. La figure 27a de mon mémoire montre également cette séparation, mais comme il ne m'a pas été possible de suivre le kyste dont j'ai tiré ce dessin, je ne puis dire si l'on a affaire ici à la cinèse hétérotypique ou à la cinèse homœotypique.

Je n'ai jamais observé la succession sans intervalle de repos des deux étapes de la réduction ; au contraire, la présence, à la périphérie, de noyaux de dimensions différentes établit qu'il y a une reconstitution du noyau après la cinèse hétérotypique : semblables cas sont connus chez les animaux et chez les végétaux.

Conclusion

Dans son travail sur les monocystidées des Oligochètes, HESSE se plaint de la difficulté que l'on éprouve à discerner les kystes

variés que l'on voit sous le microscope. Pour remédier partiellement à cette difficulté, je résumerai en quelques lignes les caractères cytologiques des kystes de *monocystis agilis*.

- a) Les kystes ont un diamètre moyen de 100 à 120 μ ,
- b) Dans les syzygites, les chromosomes de la première cinèse, au nombre de huit, sont d'origine caryosomienne ; à aucun moment il n'y a un peloton chromatique continu.
- c) Le fuseau, d'origine intranucléaire, est biconique et englobe tout le noyau.
- d) Il y a huit cinèses de multiplication, mais les deux dernières sont réductionnelles.
- e) Les gamètes identiques dans les deux syzygites mesurent 8 μ de long sur 5 μ de large.
- f) Les spores mesurent 21 à 22 μ de long sur 8 μ de large.

APPENDICE

Dans un certain nombre de préparations j'ai rencontré des kystes appartenant à des espèces autres que *Monocystis agilis*. Je n'ai point l'intention d'en faire l'étude, je signale simplement quelques-unes de leurs particularités.

La figure 35 représente le début de la sporulation dans un kyste propre à une espèce qui doit être rare chez les lombrics que j'ai examinés. Je n'ai vu que deux kystes de ce genre parvenus à ce stade de développement ; ils ont environ 200 μ de diamètre. Dans des kystes mûrs de même diamètre, les spores mesuraient 25 μ de long sur 10 μ de large (v. fig. C). Les testicules du lombric qui m'a fourni ce matériel montraient à la dissection, outre un certain nombre de monocystis variés où *M. agilis* dominait, quelques nématocystis visibles à l'œil nu sur le porte-objet. Il se peut que le kyste de la figure 35 soit le produit de l'accouplement de deux nématocystis.

Les figures 36-39 sont extraites d'un syzygite à huit noyaux. Ce syzygite fixé au moment où s'effectuait la quatrième cinèse de multiplication en montre avec une netteté exceptionnelle les étapes les plus importantes.

La figure 36 est particulièrement intéressante puisqu'elle four-

nit un document qui m'a manqué chez *M. agilis* : l'apparition du centriole unique contre la membrane nucléaire.

La figure 37 est une étape un peu plus avancée de la prophase ; elle démontre clairement l'origine du cône. En outre, on voit que les chromosomes, encore épais et rugueux au moment de l'apparition du centriole, se sont amincis en se concentrant et ont pris des contours lisses.

La figure 38 représente la métaphase en section équatoriale. Les chromosomes en forme d'anses sont en train de s'orienter au centre du fuseau. Il n'y a pas apparence de clivage longitudinal ; cela n'implique pas nécessairement que les chromosomes soient encore intacts ; il se peut que la fente de clivage reste invisible aussi longtemps que les chromosomes ne subissent pas l'effet de la traction exercée par les fibres fusoriales par suite de l'écartement des centrioles au début de l'anaphase.

La figure 39 est un exemple typique d'anaphase.

La Grégarine qui fournit ces kystes a donc une évolution comparable à celle de *M. agilis* : cinèses multiplicatives à huit chromosomes, apparition du fuseau par un processus identique, disposition précoce des noyaux à la périphérie. Je ne sais si la première cinèse se fait aux dépens de tout le noyau primitif ou seulement d'une partie de ce noyau préalablement expulsée dans le cytoplasme des syzygites. La persistance de gros grains Karyosomiens dans le syzygite supérieur de la figure 35 n'est pas à invoquer comme une preuve certaine en faveur de la seconde hypothèse ; cette persistance peut s'expliquer par la présence d'un excès de chromatine dans le noyau primitif. C'est ainsi que chez *M. agilis* on voit parfois au centre du premier fuseau quelques grains de chromatine non utilisée pendant la formation des chromosomes ; lorsque se produit la déchirure du fuseau, ces grains sont émis dans le protoplasme où ils se dissoudront lentement.

Ce qui distingue assurément l'espèce qui a donné les kystes dont je viens de parler, c'est son fuseau dolioliforme avec centrioles enfoncés dans chacun des pôles à la façon de la mouche d'une pomme ; ce n'est qu'à la fin de l'anaphase (fig. 38) que l'enfoncement du centriole disparaît ; le pôle devient alors arrondi.

Une autre espèce de kystes rencontrée dans mes préparations

est caractérisée par la présence de noyaux dans toute l'épaisseur des syzygites. Les noyaux sont très petits et très nombreux ; les cinèses se succèdent certainement un nombre de fois beaucoup supérieur à huit ; elles ressemblent à celles que BRASIL (03b) attribue aux kystes évoluant suivant le type I (sa fig. 18) ; HOFFMANN (09) a aussi figuré des cinèses de ce genre (ses fig. 23-33) et les attribue à *M. herculea*.

Le trophozoïte qui produit ces kystes est un peu plus grand que celui de *M. agilis* ; malheureusement je n'ai pu le déterminer dans les coupes où il avoisinait les kystes propres à son espèce.

Le fuseau des cinèses de multiplication de cette monocystidée a la même origine que celui des espèces précédentes, seulement les centrioles ne vont pas se placer l'un en face de l'autre aux extrémités d'un même diamètre ; ils envoient des radiations dans le noyau alors qu'ils se trouvent encore du même côté par rapport au plan de symétrie qui passerait par l'axe du noyau. Il en résulte que le fuseau qu'ils produisent est asymétrique ; aussi, il n'est pas rare de voir à la fin de l'anaphase des fuseaux ouverts d'un côté semblables à ceux que LÉGER et DUBOSCQ (09) ont figurés (fig. 21-22) chez *Nina gracilis*. Les centrioles sont souvent doubles à ce stade ; dès leur apparition, ils sont toujours pourvus de magnifiques radiations astériennes. Dans les noyaux en division, la chromatine paraît pulvérisée ; en aucun cas je n'ai reconnu de vrais chromosomes.

Les kystes appartenant à cette espèce ont un diamètre moyen de 100 à 120 μ ; les spores qu'ils contiennent sont très nombreuses et mesurent 14 μ de long sur 5 1/2 μ de large.

Au cours d'une dissection exécutée le 12 mai 1916, j'ai observé dans le coelome d'un lombric, à proximité des organes génitaux, un groupe de *Monocystis herculea* BOSANQUET. Ces grégaires arrondies, d'un blanc laiteux, mesuraient environ 1 mm. 1/2 de diamètre. Le 18 mai, je recueillais au même endroit, chez un autre lombric, des kystes dont le diamètre variait entre 1 et 2 millimètres ; ceux que j'ai fixés se trouvaient à trois stades de leur développement :

a) Les uns présentaient un stade avancé de la multiplication des noyaux ; dans les deux syzygites, le cytoplasme était découpé

MONOCYSTIS AGILIS

Figures 4 à 11; 13 à 17; 19, 20: 27 à 34.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire au niveau de la platine du microscope. Je me suis servi de l'objectif à immersion de Koristka, 2 mm.

A l'exception des figures 17, 24 *a*, *b*, *e*, 26, 27 *a* et *c* provenant de matériel fixé au liquide de Bouin, toutes les figures proviennent de matériel fixé au liquide de Brasil.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V ⁽¹⁾

Monocystis agilis

- Fig. 1. — Extrémité antérieure du trophozoïte montrant le mucron, les stries épicytaires et la zone hyaline ; $\times 833$.
- Fig. 2. — Jeune trophozoïte dont le caryosome primitif a bourgeonné ; $\times 1.000$.
- Fig. 3. — Noyau de trophozoïte : émission par le caryosome de grains dans la cavité nucléaire ; $\times 2.250$.
- Fig. 4. — Trophozoïte ; bourgeonnement du caryosome ; $\times 500$.
- Fig. 5-7. — Apparition des chromosomes aux dépens du Karyosome par voie de bourgeonnement ; fig. 5 ; $\times 666$; fig. 6-7 ; $\times 750$.
- Fig. 8-9. — Apparition des chromosomes aux dépens du caryosome par voie de dissolution progressive ; fig. 8 ; $\times 750$; fig. 9 ; $\times 1.000$.
- Fig. 10. — Apparition des chromosomes aux dépens du caryosome par les deux procédés à la fois ; $\times 2.250$.
- Fig. 11. — Prophase et première cinèse ; $\times 750$;
- Fig. 13. — Première cinèse ; $\times 1.000$.
- Fig. 14. — Début de la première cinèse ; stade intermédiaire entre la prophase et la métaphase ; $\times 2.250$.
- Fig. 15. — Début de l'anaphase de la première cinèse ; $\times 2.250$.
- Fig. 16. — Première cinèse : début et fin de l'anaphase ; $\times 1.000$.
- Fig. 17. — Syzygite inférieur : télophase de la première cinèse ; syzygite supérieur ; prophase et métaphase ; $\times 1.500$.
- Fig. 19. — Prophase dans un syzygite à quatre noyaux ; $\times 2.250$.
- Fig. 20. — Apparition précoce du cône d'attraction chez un noyau de reconstitution après la première cinèse ; $\times 2.250$.
- Fig. 27 *a*, *b*, *c*. — Dernières cinèses à quatre chromosomes anaphasiques ; $\times 2.250$.
- Fig. 28. — Gamètes à la surface des syzygites dont le protoplasme contient des grains de paramylon ; isogamie ; $\times 1.500$.
- Fig. 29. — Différents aspects des gamètes ; $\times 1.500$.
- Fig. 30. — Transformations successives du gamète ; $\times 2.250$.
- Fig. 31. — Gamètes dont le noyau a subi un étirement considérable ; $\times 2.250$.
- Fig. 32. — Copulas et syncarion ; $\times 2.250$.
- Fig. 33. — Copulas et syncarion : autre aspect ; $\times 2.250$.
- Fig. 34. — Différents aspects du sporoblaste ; $\times 2.250$.

(1) Les chiffres des dessins indiquent leur place dans la sériation morphologique.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



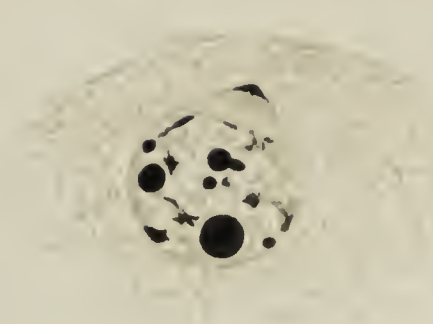
14



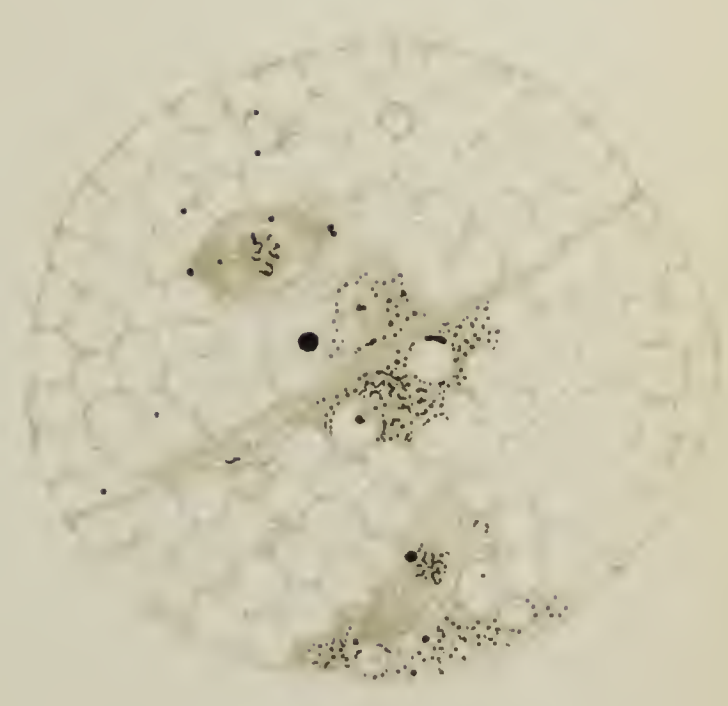
16



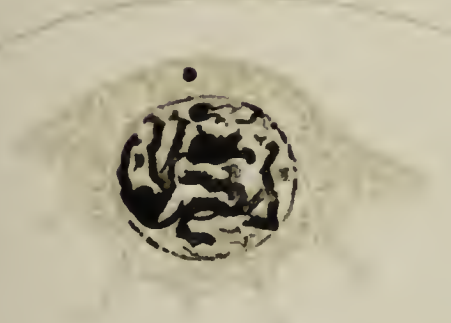
20



13



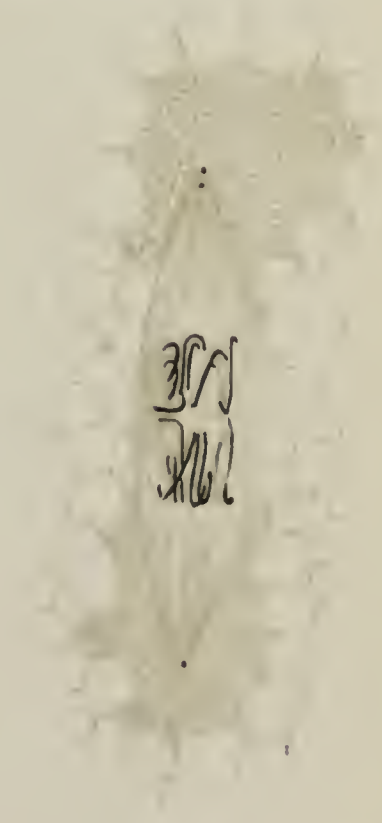
19



17



15



Imp. L. Lafontaine.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

AUTRE MONOCYSTIDÉE DU LOMBRIC

Figures 12 ; 18 à 26 ; 35 à 39.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Monocystis agilis

- Fig. 12. — Prophase et première cinèse ; $\times 1.000$.
Fig. 18-25. — Phases successives d'une division quelconque de multiplication ; $\times 2.250$.
Fig. 18. — Noyau de reconstitution après la première cinèse.
Fig. 21. — Fin de la prophase et cône d'attraction dans un syzygite à dix-huit noyaux.
Fig. 22. — Dédoublement des cônes ; tension et amincissement de la membrane nucléaire.
Fig. 23. — Irradiations astériennes.
Fig. 24 *a* et *b*. — Fuseau intranucléaire chez un noyau de reconstitution après la première cinèse.
Fig. 24 *c*. — *Idem.*, dans un syzygite à dix-huit noyaux.
Fig. 24 *d*. — Allongement du fuseau et étirement de la membrane nucléaire.
Fig. 24 *e* et *f*. — Disparition de la membrane nucléaire.
Fig. 25. — Fin de l'anaphase et torsion du fuseau dans un syzygite à trois noyaux.
Fig. 26. — Noyaux de 7^e et 8^e générations ; $\times 2.250$.
Fig. 35. — Kyste évoluant (tous les noyaux sont dessinés au même niveau) ; $\times 666$.
Fig. 36-39. — Différentes étapes d'une cinèse de multiplication dans un même syzygite ; $\times 2.250$.
Fig. 36. — Prophase.
Fig. 37. — Prophase et cône attractif ; étirement de la membrane.
Fig. 38. — Plaque équatoriale en vue polaire.
Fig. 39. — Anaphase.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

12

18

26

21

23

22

25

28

24 f



Imp. L. Lafontaine.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

et les noyaux minuscules et très nombreux se trouvaient à la périphérie des îlots cytoplasmiques.

b) D'autres étaient arrivés au stade de la libération des gamètes ; ces derniers, isogames et arrondis, ont un diamètre de 5 à 6 μ .

c) D'autres enfin étaient remplis de milliers de spores mesurant 18 μ de longueur sur 6 μ de large ⁽¹⁾. De cette observation, je conclus que la grandeur des spores est indépendante de la grandeur du trophozoïte adulte ; elle dépend, au contraire, du nombre de divisions que subit le noyau primitif avant la formation des gamètes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Par le fait de la guerre la publication de ce mémoire, fruit de recherches exécutées en 1915 et en 1916, a été retardée. Cela explique que l'index bibliographique que l'on va lire ne mentionne aucun travail postérieur à 1913. La Bibliothèque nationale de Bruxelles a continué de recevoir les *Archiv. für Protistenkunde* ; de 1914 à 1917, je n'y ai rien trouvé qui se rapportât à l'objet de mon étude. J'ignore tout à fait ce qui a été publié en Angleterre et en France ; en ce dernier pays, les laboratoires de Caen et de Grenoble, de Montpellier et de Nancy fournissaient chaque année de nouveaux documents concernant les Grégarines.

BERNDT (A.), 1902. — Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. *Archiv für Protistenkunde*, Bd. I, p. 375-420.

BOSANQUET (W.-C.), 1894. — Notes on a Gregarine of the Earthworm (*L. herculeus*). *Quart. J. of. micr. Sc.*, t. XXVI.

BRASIL (L.), 1905 a. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 4^e série, t. III, p. 17-38.

— 1905 b. — Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 4^e série, t. IV, p. 69-100.

— 1907. — Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiida, grégarines parasites d'annélides polychètes. I. La Schizogonie et la croissance des gamétocytes chez *Selenidium Caulleryi*, n. sp. *Arch. für Protistenk.*, Bd. VIII, p. 370-397.

⁽¹⁾ HESSE (09) attribue à *M. herculea* des kystes à macrospores (30 μ sur 12 μ) et des kystes à microspores (15 μ sur 5 μ).

- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.), 1899 *a.* — Sur quelques parasites internes des Annélides. *Trav. stat. zool. de Wimereux*, t. VII, p. 80-99.
- 1899 *b.* — Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. *Arch. d'anat. microsc.*, t. III, p. 146-167.
- CECCONI (G.), 1902. — De la sporulation de *Monocystis agilis*. STEIN, *Arch. d'anat. micros.*, t. V, p. 122-140.
- COGNETTI DE MARTIIS (L.), 1911. — Contributo alla conoscenza delle Monocistidee e dei loro fenomeni riproduttivi. *Arch. f. Protistenk.*, Bd. XXIII, p. 205-246.
- CRAWLEY, 1902. — Progressive movement of Gregarines. *Proc. Ae. Philad.*, t. LIV.
- CUÉNOT (L.), 1901. — Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. *Arch. de Biologie*, t. XVII, p. 581-642.
- CUNNINGHAM (M.-A.), 1907. — On *Kalpidorhynchus arenicolae* a new gregarine, parasitic in *Arenicola ecaudata*. *Arch. f. Protist.* Bd. X, p. 199-215.
- DEMBOWSKI (J.), 1913. — Versuche über die Merotomie der gregarinen. *Arch. f. Protist.*, Bd. XXIX, p. 1-24.
- DRZEWIECKI (W.), 1903. — Ueber vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen der Regenwurmshodens. *Arch. f. Protist.*, Bd. III, p. 107-125.
- 1907. — Ueber vegetative vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen II. *Stomatophora coronota*, nov. gen. *Arch. f. Protist.*, Bd. X, p. 216-248.
- FRENZEL, 1892. — Über einige argentinische Gregarinen. *Ienaische Zeitschrift f. naturwiss.*, Bd. XXVII.
- GALTZOFF (P.), 1911. — Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung der Cysten von *Geneiorhynchus monnieri* A. Schm. *Zool. Anz.*, t. XXXVIII, p. 561-568).
- GRÉGOIRE (V.) et WYGAERTS (A.), 1903. — La reconstitution du noyau et la formation des Chromosomes dans les cinèses somatiques. *La Cellule*, t. XXI, p. 7-76.
- GRÉGOIRE (V.), 1904. — La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. *La Cellule*, t. XXI, p. 297-314.
- 1906. — La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. *La Cellule*, t. XXIII, p. 311-353.
- HESSE (E.), 1909. — Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. *Arch. de zool. expér. et génér.*, 5e série, t. III, p. 27-301.
- HOFFMANN (R.), 1909. — Über Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen der *Lumbricus agricola*. *Arch. f. Protistenk.*, Bd. XIII, p. 138-166.
- HUXLEY (J.-S.), 1910. — On *ganymedes anaspidis* (nov. gen., nov. sp.), a Gregarine from the digestive tract of *Anaspides tasmaniae* (Thompson). *Quarterly Journal of micr. Science*, t. LVI, p. 155-175.
- LÉGER (L.), 1902. — Note sur le développement des éléments sexuels et la fécondation chez le *Stylorhynchus longicollis*. *Arch. zool. exp. et génér.*, N. et R. (3). X, p. LXIV-LXXIV.
- 1903 *a.* — Recherches sur les myriapodes de Corse et leurs parasites. *Arch. Zool. exp. et génér.*, [4] t. I, p. 307-358.
- 1903 *b.* — La reproduction sexuée chez *Pterocephalus*. *Arch. Zool. exp. et génér.* [4], t. I, N. et R., p. CXXI-CXXVII.

- MINCHIN, 1912. — Introduction to the Study of the Protozoa. London, Edward Arnold.
- MOROFF (TH.), 1907. — Nucleolen, Karyosomen und ihre Funktion. *Zentralblatt für Physiologie*, Bd. XX, p. 169-171.
- MULSOW (K.), 1911. — Über Fortpflanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata* n. sp. *Arch. f. Protist.* Bd. XXII, p. 20-55.
- PAEHLER (FR.), 1904. — Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. *Arch. f. Protist.*, Bd. IV.
- 1903 a. — Recherches sur les myriapodes de Corse et leurs parasites. *Arch. Zool. exp. et gén.*, [4] t. I, p. 307-358.
- 1903 b. — La reproduction sexuée chez *Pterocephalus*. *Arch. Zool. exp. et gén.* [4] t. I, N. et R., p. CXLI-CXLVII.
- PORTER (J.-F.), 1897. — Two new Gregarinida. *Journal of Morphology*, t. XV, p. 1-20.
- PORTER (A.), 1908. — A new Schizogregarine *Merogregarina Amarouci*, nov. gen., nov. sp., parasitic in the alimentary tract of the composite Ascidian *Amaroucium* sp. Preliminary Communication. *Arch. Zool. exp.* [4], t. IX, N. et R.
- PROWAZEK (S.), 1908. — Zur Entwicklung der Gregarinen. *Arch. f. Protist.*, Bd. I, p. 297-305.
- RAY LANKESTER, 1872. — Remarks on the structure of the Gregarinae and on the development of *Gregarina Monocystis Sigunenti* Koll. *Quart. of microsc. Science*, t. XII.
- ROBINSON (M.), 1910. — On the reproduction of *Kalpidorhynchus arenicolae* (Cnghm) *Quart. J. of microsc. Science*, t. LIV, p. 565-576.
- SCHIEWICKOFF (W.), 1894. — Ueber die Ursache der Fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. *Zeitschr. f. wiss. zool.*, Bd. LVIII, p. 340-354.
- SCHNEIDER (A.), 1875. — Contribution à l'histoire des Grégarines des invertébrés de Paris et de Roscoff. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. IV, p. 493-604.
- SCHNITZLER (H.), 1905. — Ueber die Fortpflanzung von *Clepsidrina ovata*. *Arch. f. Protist.*, Bd. VI.
- SIEDLECKI (M.), 1899. — Ueber die Geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis Ascidiae*, R. LANKESTER. *Bulletin international de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, déc. 1899, p. 515-537.
- 1901. — Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. *Arch. d'Anatom. microsc.*, t. IV, p. 87-100.
- TRÉGOUBOFF (G.), 1912. — Sur les Grégarines des Balanes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 5^e série, t. X, N. et R., p. LIII-LXI.
- WOLTERS (M.), 1891. — Die Konjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXVIII, p. 99-138.
- WOODCOCK (H.-M.), 1906. — The life-cycle of *Cystobia irregularis* MINCH, together with observations on other *Neogamous Gregarines*. *Quarterly Journal of microsc. Science*, t. I, p. 1-100.

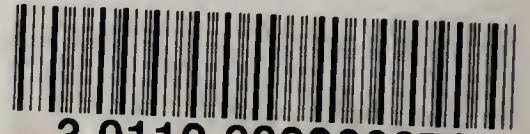
UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA

570.5BU

C001

BULLETIN BIOLOGIQUE DE LA FRANCE ET DE L

53-54 1919-20



3 0112 009236073